VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Х. КОППЕЛ, ДЖ. МЕРТИНС

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ПОДАВЛЕНИЕ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ




ИЗДАТЕЛЬСТВО
МИР

Harry C. Coppel, James W. Mertins

Biological Insect Pest Suppression

Springer-Verlag
Berlin Heidelberg
New York 1977

Х. КОППЕЛ, ДЖ. МЕРТИНС

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ПОДАВЛЕНИЕ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Перевод с английского
Ю. М. Фролова

под редакцией
канд. биол. наук С. С. Ижевского

ИЗДАТЕЛЬСТВО "МИР"
МОСКВА 1980

УДК 591.6957+595.7

В книге рассмотрено использование энтомофагов и болезнетворных организмов для борьбы с вредными насекомыми. Подробно обсуждаются такие факторы, как устойчивость растений, природные регуляторы роста, метаморфоз и поведение вредителей, способы изменения окружающей среды в сторону ухудшения ее для вредных насекомых и улучшения для их врагов, генетические приемы борьбы с вредителями и организация соответствующих мероприятий.

Предназначена для биологов разных специальностей, в первую очередь — для фитопатологов, энтомологов, экологов, микробиологов, генетиков, токсикологов, а также для агрохимиков и других специалистов, разрабатывающих способы защиты растений от вредных насекомых.

Редакция литературы по биологии

2001060000

К $\frac{21002-139}{041(01)-80}$ 139—80

© by Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1977. All Rights Reserved. Authorized translation from English language edition published by Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

© Перевод на русский язык, «Мир», 1980

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Издание в СССР книги Х. Коппела и Дж. Мертинса «Биологическое подавление вредных насекомых» продолжает традицию перевода на русский язык лучших мировых сводок по данной проблеме. Она выходит вслед за книгой Х. Суитмена «Биологический метод борьбы с вредными насекомыми» (М., Колос, 1964) и книгой под редакцией П. Де Баха «Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками» (М., Колос, 1968).

В нашей стране постоянный интерес к биологическим методам воздействия на вредных насекомых не случаен; Советский Союз уже давно занимает ведущее место в мире по масштабам практического использования биологического метода в защите растений. Исследования в этом направлении ведутся во многих учреждениях страны.

Оригинальное построение монографии выделяет ее среди известных трудов по биологическому методу. В ней содержатся сведения о всех известных сейчас способах нехимического подавления численности популяций вредных насекомых. И хотя каждому описываемому аспекту подавления вредителей в книге отведено не много места, четкое изложение материала и удачно подобранные оригинальные примеры помогают авторам в сравнительно небольшой объем книги вместить много информации.

В предисловии дано четкое обоснование концепции биологического подавления вредителей, оно шире традиционно установившейся концепции биологической борьбы. Х. Коппел и Дж. Мертинс справедливо считают, что задачей воздействия на популяцию вредителя должно являться не полное уничтожение, а сдерживание ее плотности на уровне ниже порога экономической вредоносности.

Обширный словарь терминов впервые в столь полном объеме дает советским читателям возможность ознакомиться со специальной терминологией. Однозначное толкование еще не окончательно установившихся терминов во многом облегчает понимание не только многих разделов данной книги, но и специальной литературы на английском языке.

Одна из глав книги посвящена истории становления биологического метода подавления вредных насекомых с древнейших времен, причем эта история не лишена драматизма. Периоды по-

вышенного интереса к этой области знания, когда энтомологи причислялись к героям нации, чередуются с периодами почти полного забвения ее успехов. Пренебрежение накопленным опытом стало особенно ощущаться незадолго до второй мировой войны, когда были открыты хлорорганические пестициды. Многим тогда казалось, что проблема борьбы с вредителями полностью и навсегда решена. Разработка биологических приемов подавления вредных насекомых почти повсеместно прекратилась. Однако уже через несколько лет с начала применения стойких органических инсектицидов стали очевидными некоторые непредвиденные отрицательные побочные эффекты их использования, хотя лишь немногие специалисты смогли тогда их распознать. Потребовалось более двух десятилетий, пока выявились отрицательные стороны химического метода и вновь возродился интерес к биологическому методу подавления вредных насекомых. Однако двух десятилетий безудержного применения инсектицидов оказалось достаточно для того, чтобы у практических работников, занимающихся вопросами защиты растений, выработалось стойкое представление о бесполезности всех методов ограничения численности вредителей, кроме химического.

Авторы со страстностью публицистов стремятся разрушить это порочное представление, одновременно призывая не повторять ошибок прошлого, не искать панацеи в борьбе с вредными насекомыми, а использовать весь арсенал средств, накопленный за длительную историю борьбы с вредителями. Этот призыв тем более уместен, что некоторые способы биологического подавления, признаваемые сейчас наиболее передовыми, были теоретически обоснованы и предложены уже довольно давно. Это в первую очередь можно отнести к генетическим приемам снижения численности, предложенным в 1940 г. академиком А. С. Серебровским.

Достаточно полно, хотя и конспективно, изложена в книге практика интродукции полезных насекомых против завезенных вредителей. В Советском Союзе интродукция энтомофагов для подавления карантинных вредителей успешно осуществляется с 30-х годов. В последнее время эти работы получили у нас новое развитие, в связи с чем рекомендации, содержащиеся в книге, могут оказаться весьма полезными.

Большой интерес у наших читателей несомненно вызовет часть книги, где описываются нетрадиционные приемы регулирования численности вредных насекомых. Не случайно многие из них в практике отечественной энтомологии носят еще название «новых методов». Среди таких приемов описываются и мало известные у нас, например так называемый «адаптационный ввоз». Он заключается в том, что местные энтомофаги, нападающие на завезенного вредителя, интродуцируются в его исходный ареал

с тем, чтобы они продолжали свою деятельность и там. Возможно, адаптационный ввоз окажется целесообразным в отношении таких вредителей, как непарный шелкопряд, а также капустная и репная белянка, давно распространившихся на севере американского континента и поражаемых там местными энтомофагами.

В современной практике защиты растений применяют интегрированные системы. В основе их лежит анализ динамики численности вредителя (или нескольких основных вредителей какой-либо сельскохозяйственной культуры), который подавляется лишь в том случае, когда плотность его популяции начинает превышать экономический порог вредоносности. При этом используются все известные и доступные методы борьбы, в том числе и химический. В последние годы всеобщая озабоченность «здоровьем» окружающей среды побудила к дальнейшему совершенствованию защитных мероприятий. Новейшая концепция, которой в книге уделено должное внимание, именуется в англоязычной литературе «pest management». В данной книге этот термин переведен как «рациональная организация борьбы с вредителями». Она является частью программы рационального использования природных ресурсов и включает процесс принятия решений, при котором необходимость подавления вредителя рассматривается в тесной связи с возможными последствиями для окружающей среды.

Главным достоинством данной книги и является стремление показать громадное разнообразие биологических средств и приемов подавления вредных насекомых, использование которых эффективно и наиболее безопасно для здоровья человека и окружающей его природы.

С. С. Ижевский

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предмет, охватываемый термином «биологический метод борьбы» в его классическом смысле, очень широк. Первым, по-видимому, использовал этот термин Г. Смит в 1919 г. Тогда этот термин относили только к подавлению популяций насекомых посредством их местных или интродуцированных естественных врагов. Калифорнийская школа специалистов по биологическим методам, последователей Смита, традиционно выделяла «естественное» биологическое регулирование (посредством местных естественных врагов) и «искусственное» (посредством специально интродуцированных естественных врагов). Но позже исходное понятие расширилось, охватив не только подавление популяций насекомых (конкретно — вредных насекомых), но и направленную деятельность по борьбе с клещами и другими вредными членистоногими, различными беспозвоночными и позвоночными вредителями, сорняками и организмами, вызывающими болезни человека, домашних животных и культурных растений. Средства, используемые для этого, также умножились, выйдя за первоначальные пределы применения естественных врагов.

Предмет этой книги одновременно и шире, и у́же охваченного в других книгах, посвященных биологическому методу борьбы. С одной стороны, наша тема более узка, потому что мы, за редким исключением, ограничиваемся рассмотрением только теоретических основ и примеров непосредственного подавления человеком насекомых-вредителей или влияния на их численность изменений в окружающей среде. С другой стороны, мы старались обсудить не только паразитоидов, хищников и патогенные микроорганизмы, но также и все остальные принятые в настоящее время биологические средства подавления вредных насекомых. В свете этих методологических различий мы решили ограничить использование термина «биологический метод борьбы» в этой книге. Особая сложность заключается в том, что термин «биологическая борьба» в энтомологии и в биологии вообще в настоящее время точно не определен. Его многозначность может только запутать читателя, так что мы решили заменить этот термин другим — «биологическое подавление». А поскольку здесь речь идет о насекомых, то вместо «биологический метод борьбы» мы, как правило, будем применять термин «биологическое подавление

вредных насекомых» кроме тех случаев, когда имеется в виду биологический метод в его классическом энтомологическом смысле. Итак, «биологическое подавление вредных насекомых», предмет этой книги, означает непосредственное использование или поощрение человеком живых организмов или продуктов их жизнедеятельности в целях снижения плотности популяции вредных насекомых.

Следует остановиться еще на одной терминологической проблеме, отношении термина «естественное регулирование плотности популяции» к термину «биологический метод борьбы». Хотя многие, возможно, с нами не согласятся, мы предпочитаем считать эти две концепции самостоятельными, хотя и близкими понятиями; различие между ними состоит главным образом в том, что в последнем случае в процессе регулирования численности участвует человек. Естественное регулирование плотности популяций — это процесс, складывающийся из реакций, способствующих росту, изменению и сокращению популяций в окружающей среде. В результате этого процесса плотность популяции остается на протяжении какого-то времени относительно постоянной. Частично подобное регулирование достигается за счет сокращения популяции в результате влияния местных факторов смертности (например, паразитоидов, хищников, патогенных организмов). Мы называем его «естественным биологическим регулированием», хотя правильнее было бы сказать «естественная смертность от биотических факторов». Смертность и сокращение популяции от введенных человеком в среду биотических факторов иногда называли «искусственным биологическим регулированием», хотя чаще говорят просто о биологическом методе борьбы. Этот последний термин так укрепился в энтомологической литературе, что заменить его более правильным — «биологическое подавление вредителей» — будет трудно. Но пока термин «биологический метод борьбы» используется в отношении ставшей уже классической деятельности человека по введению чужеземных видов для подавления вредителей, вряд ли будут трудности в его понимании. Наконец, надо учесть, что после того как полезный чужеземный вид выпущен в среду и обосновался в ней, он сам становится подверженным различным биотическим и абиотическим процессам, увеличивающим или уменьшающим его эффективность. Через какое-то время действие полезного вида, приводящее к подавлению популяции вредных насекомых, можно рассматривать как естественный регулирующий процесс, равноценный другим подобным процессам в окружающей среде.

В отличие от многих недавних сводок по биологическому подавлению вредителей эта книга написана в одном ключе, как бы одним автором. Это не итог деятельности какого-либо комитета, не труды симпозиума и не сборник отредактированных статей,

написанных разными авторами. Поэтому данной книге, видимо, присущи те же недостатки, и, надеемся, достоинства, которые свойственны всем сочинениям, имеющим одного автора. Хотя мы старались равномерно рассматривать все соответствующие исследования в разных областях энтомологии, надо признаться, что на выборе примеров неизбежно сказался наш собственный опыт работы в защите леса. Тем не менее и идеи, и методология применимы во всех других областях. Частично эта книга возникла из курсов «Биологическое подавление вредных насекомых» и «Патология насекомых», читаемых в университете штата Висконсин (г. Мэдисон).

В заключение нам хотелось бы поблагодарить д-ра Бруно Ярона (Bruno Yaron), который по поручению редакторов и издателей предложил написать нам эту книгу. Мы глубоко благодарны ему за эту идею, за помощь и терпение в ходе затянувшегося, к сожалению, периода создания этой книги.

Хотя невозможно поименно выразить признательность всем, кто внес свой вклад в завершение данного труда, без нескольких коллег наша задача оказалась бы гораздо более сложной. Особенно следует отметить тех, кто щедро предоставлял нам свое время и свой опыт. Это Г. Читтик (H. Chittick), Э. Друз (A. Drooz), М. Гармент (M. Garment), Г. Хауз (H. House), М. Клейн (M. Klein), Ф. Морган (F. Morgan), Г. Накао (H. Nakao), Н. Скоупс (N. Scopes) и Т. Стоувелл (T. Stovell). Многие из них, а также ряд других лиц любезно предоставили нам иллюстрации; мы крайне признательны им и в подписях к рисункам благодарим их отдельно.

Наконец, неоценимую помощь нам оказали Д. Буш (D. Boush), Элен Хюбнер (Ellen Huebner) и У. Филлипсен (W. Phillipsen), наводившие справки в библиотеках и читавшие верстку; Мейбел Бичер (Mabel Beecher), Дебби Рыхловски (Debbie Rychlowski) и особенно Ди Эбелинг (Dee Ebeling), печатавшие рукопись на машинке, а также Джойс Коппел (Joyce Coppel), которая проявила громадное терпение на протяжении всего периода работы над книгой.

Мэдисон, октябрь 1976 г.

Х. Коппел
Дж. Мертинс

Глава 1 СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

В отличие от общепринятых правил мы решили начать нашу книгу со словаря терминов, так как явно целесообразнее обсуждать предмет после того, как мы точно установим, в каком смысле используются те или иные основные термины. Кроме того, как и во многих других дисциплинах, в данной области науки, которой посвящена книга, а именно области биологического подавления вредных насекомых, возникли свои специальные термины. В настоящее время разные авторы толкуют их по-разному, нам же хотелось бы четко определить смысл каждого термина.

Аборигенный (indigenous). Местный, естественный для определенной области или страны.

Автоцидный метод (autocidal control). Использование какого-то вида насекомого для его же уничтожения, обычно путем некоей генетической модификации (Knipling, 1960a).

Агроэкосистема (agroecosystem). Измененная упрощенная система, состоящая из растений, животных и их местообитания, используемая человеком для сельскохозяйственных целей.

Адаптационный ввоз (adaptation importation). Особый тип ввоза полезного организма, когда интродуцируется чужеземный полезный вид, который удачно приспособился к местному вредителю в тех местах, куда последний был ранее завезен; например, ввоз в Европу для подавления европейского зимующего побеговьюна североамериканских ихневмонид, успешно подавляющих вредителя в Северной Америке (Franz, 1970).

Алломон (allomone). Химическое вещество, продуцируемое или приобретаемое организмом, которое при контакте в естественных условиях с особью другого вида вызывает у воспринимающего организма поведенческую или физиологическую реакцию, приспособительно полезную для выделяющего его организма; ср. Кайромон (Brown et al., 1970).

Аллопатрический (allopatric). Географически изолированный; ср. Симпатрический.

Амфипнейстная дыхательная система (amphipneustic). Дыхательная система насекомого (особенно у некоторых личинок двукрылых), в которой функционируют только первая передняя и последняя задняя пары дыхалец; ср. Метапнейстная дыхательная система.

Антибиоз (antibiosis). Смысл этого термина определил Пайнтер (Painter, 1951): вредное разрушительное действие, оказываемое устойчивым сортом или видом кормового растения на питающегося им насекомого.

Антифидант (antifeedant). Природное или синтетическое химическое вещество, которое либо ингибирует вкусовые рецепторы, в норме распознающие подходящую пищу, либо стимулирует рецепторы, вызывающие негативную реакцию на отпугивающие химические соединения (Jermy, 1966).

Антропогенный вредитель (man-made pest). Вид, ставший вредителем только из-за вмешательства человека в естественные процессы регулирования, в норме сводящие его численность к уровню, при котором он не может причинять вред. Чаще всего такие вредители появляются в результате нарушения природного равновесия, т. е. при ненамеренном уничтожении естественных врагов прежде не вредящего вида пестицидами или в результате длительной монокультуры.

Аппрессорий (appressorium). Вздутие на конце ростковой трубки, идущей от конидиоспоры некоторых энтомопатогенных грибов, которое прикрепляется к кутикуле хозяина, после чего интегумент механически пронзается особыми шипиками.

Арренотокия (arrhenotoky). Факультативный тип партеногенетического размножения, при котором в потомстве появляются только самцы; ср. Телиотокия, Дейтеротокия.

Аутопаразитизм (адельфопаразитизм) [autoparasitism (adelphoparasitism)]. Особый тип сверхпаразитизма, при котором самка развивается как первичный паразитоид, а самец — как вторичный паразитоид на самке собственного вида (Flanders, 1937).

Аутэкология (autecology). Ветвь экологии, занимающаяся изучением взаимоотношений между индивидуальным организмом и окружающей средой; ср. Синэкология.

Биологический метод борьбы (biological control). Метод подавления вредителей в его узком классическом смысле; обычно под этим термином подразумевают введение человеком паразитоидов, хищников и (или) патогенных микроорганизмов в популяцию вредного растения или животного для ее подавления; ср. Биологическое подавление вредных насекомых, Естественное регулирование.

Биологический метод оценки (biological check method). Метод оценки эффективности интродуцированных естественных врагов вредителя (в частности, Homoptera, производящих медвяную росу), при котором муравьев — защитников вредителя (или какие-либо другие защищающие виды) — специально удаляют с одного участка и накапливают на другом, чтобы выявить эффективность естественного врага (deBach et al., 1951).

Биологическое подавление вредных насекомых (biological in-

sect pest suppression). Использование человеком живых организмов или продуктов их жизнедеятельности для уменьшения популяции вредных насекомых и создание этим организмам условий, благоприятных для их полезной деятельности; ср. Биологический метод борьбы.

Биотип (biotype). Биологическая линия какого-то организма, морфологически неотличимая от других особей вида, но обладающая особыми физиологическими характеристиками, например способностью использовать хозяина, устойчивого к другим вредителям, или выступать в роли эффективного полезного вида.

Вирион (вирусная частица) [(virion (virus particle)]. Зрелый, обладающий инфекционностью вирус, обычно сферической или палочкообразной формы. В состав вириона входит нуклеиновая кислота, окруженная белковой оболочкой, которая в свою очередь окружена мембраной; ср. Нуклеокапсид.

Вирулентность (virulence). Способность микроорганизма вызывать болезнь, т. е. способность проникать в ткани хозяина и повреждать их (Steinhaus, Martignoni, 1967).

Вирус радужности (iridescent virus). Вирус насекомых, не образующий включений и имеющий необычные оптические свойства. Благодаря брэгговскому отражению очищенные осадки вирусных частиц опалесцируют.

Вирусы, лишенные оболочки (с «голым» капсидом) (nonoccludded viruses). Вирусы, не образующие телец-включений, так как их вирионы не имеют капсул.

Вирусы с оболочкой (occluded viruses). Вирусы, зрелые вирионы которых входят в состав белковых или кристаллоподобных телец-включений, благодаря тому что они имеют капсулы; ср. Вирусы, лишенные оболочки.

Внешнее превосходство (extrinsic superiority). Превосходство одного полезного организма над другим при конкуренции в окружающей среде, особенно в отношении повышенной эффективности при поиске хозяина и нападении на него; ср. Внутреннее превосходство.

Внутреннее превосходство (intrinsic superiority). Способность полезного организма успешно конкурировать с другим видом при непосредственной встрече в организме хозяина; ср. Внешнее превосходство.

Вторичный паразитоид (secondary parasitoid). Насекомое, являющееся паразитом первичного паразитоида; ср. Сверхпаразитоид, Первичный паразитоид.

Гармоничное использование полезных организмов (harmonius use of beneficial organisms). Совместное и направленное использование двух или нескольких видов полезных организмов для синергичного подавления вредителя, более сильного, чем при использовании отдельно каждого из этих видов.

Гетерозис (heterosis). Гибридная мощность, т. е. повышенная способность гибридного потомства преодолевать сопротивление среды благодаря увеличенным размерам, а также лучшей плодовитости и выживаемости.

Гетероксенный паразит (heteroxenous). Вид, нуждающийся для успешного завершения своего годичного жизненного цикла в нескольких хозяевах; ср. Моноксенный паразит.

Гибридная стерильность (hybrid sterility). Явление, благодаря которому образуется возможный источник стерильных насекомых для программ массового выпуска. Оно обусловлено успешным скрещиванием некоторых пар видов насекомых, дающим полностью конкурентоспособное, но частично или полностью стерильное потомство, не изолированное репродуктивно от родительских видов (Davidson, 1974).

Гиперметаморфоз (hypermetamorphosis). Жизненный цикл паразитических насекомых, включающий развитие личинок по меньшей мере двух резко различных типов. К первому типу относятся личинки первого возраста, часто активные, производящие поиск хозяина, а ко второму — пассивные паразитические личинки последующих возрастов.

Гормон (hormone). Секретируемое в организме сигнальное химическое соединение, производимое эндокринными тканями (железами), влияющее на другие органы или физиологические процессы в этом организме; ср. Феромон.

Гранулез (granulosis). Вирусная болезнь насекомых, для которой характерно присутствие мельчайших гранулярных включений (капсул) в инфицированных клетках.

Групповой паразитоид (gregarious parasitoid). Насекомое-паразит, в норме успешно развивающееся в количестве двух или более особей на одного членистоногого-хозяина; ср. Одиночный паразитоид.

Дейтеротокия (deuterotoky). Тип партеногенетического размножения, при котором в потомстве, полученном от неспаривавшихся самок, могут быть и самцы и самки; ср. Арренотокия, Телиотокия.

Динамика популяции (population dynamics). Исследование количественных изменений популяций живых организмов во времени и пространстве, а также процессов, вызывающих эти изменения.

Естественное регулирование (natural control). Процесс динамического равновесия, поддерживающий в течение длительного времени характерную среднюю плотность дикой популяции в определенных верхних и нижних пределах. Это достигается за счет совместного действия факторов, уменьшающих и увеличивающих численность дикой популяции.

Естественные враги (natural enemies). В строгом смысле это

паразитоиды, хищники и патогенные микроорганизмы, естественно ассоциированные с данной дикой популяцией растений или животных и вызывающие гибель или повреждение особей этой популяции; термин часто используется и в широком смысле — для всех паразитоидов, хищников и патогенов.

«Знай свое насекомое» (“know your insect”). Лозунг, призывающий, до того как приступать к какой-либо программе подавления, собрать как можно больше основной информации о данном вредителе и (или) о его естественных врагах, чтобы достичь максимального успеха.

ИББСН (CIBC). Институт биологической борьбы Содружества наций (подчиняется Сельскохозяйственному бюро Содружества наций). Международная организация, руководящий центр которой находится в Тринидаде, Вест-Индия. Институт содержит в различных частях мира инсектарии с культурами полезных организмов и на договорной основе поставляет их и другие поддающиеся сбору виды нуждающимся в них государствам, организациям или частным лицам. Публикует «Каталог паразитов и хищников наземных членистоногих», специальные бюллетени и книги по биологической борьбе. По требованию составляет обзоры и документы по различным аспектам данной проблемы.

Инвазионная личинка (dauerlarva). Непитающаяся ювенильная стадия некоторых энтомопаразитических нематод. Это наиболее устойчивая к внешним условиям стадия и наиболее пригодная для хранения в лаборатории (Poinar, 1975).

Интегрированная борьба с вредителями (integrated pest suppression). Особый подход к совместному использованию всех доступных форм подавления вредителя, включая механические, биологические, химические методы борьбы и естественное регулирование, систематически применяемые с основной целью — безопасно, эффективно и с минимальными затратами средств уменьшить популяцию вредителя. Интегрированная борьба может быть направлена либо против отдельного важного вида вредителя, и тогда она включает в себя разнообразные меры против этого вида, либо против комплекса вредителей, и тогда она включает особые защитные меры против каждого вида, которые не должны мешать одна другой.

Кайромон (kairomone). Химическое вещество, служащее для передачи информации между разными видами и адаптивно полезное главным образом для воспринимающего, а не для выделяющего его организма; ср. Алломон (Brown et al., 1970).

Капсула (capsule). Гранулярное образование, характерное для гранулезной вирусной инфекции; представляет собой белковую оболочку палочковидной частицы вируса, вырабатываемую в инфицированной клетке.

Клептопаразитизм (cleptoparasitism). Тип паразитизма, при

котором взрослая особь использует для своего потомства хозяина, предварительно уже парализованного и зараженного другим паразитом (Arthur, 1961).

Ключевой фактор (key factor). Предполагаемый причинный агент, от которого сильнее, чем от других, зависит изменение плотности популяции. На практике это один из меняющихся факторов среды, наиболее тесно связанный с изменениями плотности популяции, который можно постоянно измерять и использовать для предсказания будущих тенденций в развитии популяции (Morris, 1959, 1963b).

Конидиеносец (conidiophore). Репродуктивная структура у некоторых грибов, в том числе у нескольких энтомопатогенных видов. Каждый конидиеносец производит множество вирулентных конидиоспор (конидий).

Конкурентное вытеснение (competitive displacement). Экологическая концепция, основанная на принципе Гаузе, согласно которому один вид насекомых или других организмов способен на обширном пространстве заменить другой, конкурируя с ним за одну и ту же нишу (deBach, 1964c).

Конфузант (confusant). Термин, обозначающий феромон или аналог феромона, используемый для нарушения взаимодействия между насекомыми при подавлении вредных насекомых.

Координированное биологическое подавление вредных насекомых (coordinated biological insect pest supression). Программа по сокращению популяции вредного насекомого, включающая направленное использование разработанных к настоящему времени биологически обоснованных методов подавления (гл. 4), а также полезных организмов (гл. 3).

Косвенный вредитель (indirect pest). Организм, вызывающий медленную или незаметную порчу товарного продукта путем общего ослабления растения, что сказывается на его росте, развитии или урожае; ср. Прямой вредитель (Turnbull, Chant, 1961).

Ложная устойчивость (pseudoresistance). Явная, но обычно не наследуемая устойчивость к вредителю, обусловленная преходящими признаками потенциально поражаемого растения-хозяина (Painter, 1951).

Макротипические яйца (macrotype eggs). Яйца мухи тахины, отличающиеся овальной формой, толстым плотным дорсальным и латеральным хорионом и плоской, перепончатой вентральной поверхностью, которой они приклеиваются снаружи к покрову хозяина; ср. Микротипические яйца (Clausen, 1940).

Мейотический дрейф (meiotic drive). Любое изменение в нормальном процессе мейоза, в результате которого гетерозиготная по одному аллелю родительская особь производит нормально функционирующие гаметы с преобладанием одного аллеля (Sandler, Novitski, 1957).

Международная единица (МЕ) [international unit (IU)]. Условная величина для сравнения эффективностей энтомопатогенных препаратов и препарата *Bacillus thuringiensis*. Международная единица активности — это одна тысячная доля инсектицидной активности, содержащейся в 1 мг препарата из первичного стандартного штамма Е-61 *B. thuringiensis* и измеренной методом биопробы на определенных личинках чешуекрылых (т. е. сравнительная LD_{50}). Препарат *B. thuringiensis,* имеющий активность 1000 МЕ/мг, таким образом, равноценен международному стандарту. В США используется вторичный стандарт — штамм HD-1-S-1971, который по отношению к совке *Trichoplusia ni* (Hübner) имеет активность 18 000 МЕ/мг.

Метапнейстная дыхательная система (metapneustic). Дыхательная система насекомых (у личинок некоторых двукрылых), в которой функционирует только последняя абдоминальная пара дыхалец; ср. Амфипнейстная дыхательная система.

Метод выпуска стерильных насекомых (sterile-insect technique). Генетический метод подавления вредителей, заключающийся в выпуске в дикую фертильную популяцию стерильных, но способных к спариванию особей, чтобы перегрузить и подавить репродуктивную способность популяции часто вплоть до ее исчезновения.

Метод дезориентации [disruption of communication (confusion technique)]. Использование феромонов, аналогов феромонов или веществ, маскирующих запах феромона, для насыщения атмосферной среды вредителя и блокирования тем самым какого-либо сигнала (обычно связанного с размножением), необходимого для успешного сохранения вида.

Метод замещения (replacement control). Особый тип агротехнических мероприятий, благоприятствующих размножению основных кормовых растений вредителя. Эти кормовые растения конкурентно вытесняют сорные растения, служащие дополнительным кормовым резервом, что сокращает площади размножения вредителя (Piemeisel, Carsner, 1951).

Метод наводнения (inundative release). Метод периодического выпуска биотических агентов, сходный с обработкой инсектицидами в том, что выпускается больше особей, чем нужно для подавления вредителей, и в том, что эффект наступает более или менее немедленно; ср. Метод нарастающих выпусков (Flanders, 1930).

Метод нарастающих выпусков (accretive release). Метод периодического введения биотических агентов, при котором ежегодный выпуск в начале сезона в довольно обильные популяции вредителей позволяет популяции полезного организма постепенно расти в ответ на увеличение плотности вредителя; ср. Метод наводнения (Flanders, 1930).

Микробный «инсектицид» (microbial “insecticide”). Патогенный микроорганизм или его продукты (например, токсины), используемые человеком для подавления популяции насекомого. Термин «инсектицид» правильнее было бы оставить лишь за химическими средствами уничтожения насекомых, а для веществ, активным агентом которых является микроорганизм, следует предпочесть термин «микробный патоген».

Микробный патоген (microbial pathogen). В общем смысле — микроорганизм, вызывающий болезнь хозяина; в более узком смысле термин используется вместо термина «микробный инсектицид» для обозначения микроорганизма, используемого человеком при подавлении популяций вредных насекомых.

Микротипические яйца (microtype eggs). Мелкие яйца, производимые некоторыми Tachinidae, а также Acroceridae и Trigonalidae. Вентральный или задний пластинчатый конец используется для прикрепления к листу или другой поверхности, а остальной хорион толстый, плотный, скульптурированный. У большинства тахинид выход личинок из микротипических яиц происходит только после их поглощения хозяином; ср. Макротипические яйца (Clausen, 1940).

МОББ (IOBC). Международная организация по биологической борьбе с вредными животными и растениями (дочерняя организация Международного союза биологических наук). Всемирная организация, объединяющая правительственные учреждения и отдельных лиц, заинтересованных в биологическом подавлении вредителей. Ее руководящий центр находится в Цюрихе (Швейцария). Основные цели организации — распространение информации о биологическом подавлении вредителей, координация и развитие исследований в этой области и применение биологических методов. МОББ издает журнал “Entomophaga”

Моновольтинный (univoltine). Организм, дающий за год только одну полную генерацию; ср. Поливольтинный.

Моноксенный паразит (monoxenous). Паразитический вид, которому для успешного завершения жизненного цикла требуется лишь один вид-хозяин; ср. Гетероксенный.

Монокультура (monoculture). Возделывание единственного вида сельскохозяйственных растений на больших площадях; ср. Плодосмен.

Монофаг (monophagous). Вид, использующий в качестве хозяина или жертвы только один вид растений или животных; ср. Полифаг, Олигофаг.

Мультипаразитизм (множественный паразитизм) (multiparasitism). Одновременное использование одной особи хозяина двумя или несколькими видами первичных паразитоидов; ср. Перезаражение.

Нарушение состава вредителей (pest upset). Явление, при

котором безвредные виды становятся антропогенными вредителями в результате использования инсектицидов; последние уничтожают естественных врагов этих видов, в норме регулирующих численность их популяций.

Непредпочтение (nonpreference). По определению Пайнтера (Painter, 1951) — это реакция вредного насекомого на потенциальное растение-хозяин (или его разновидности), проявляющее свойства, которые мешают использовать его для откладки яиц, в качестве пищи или укрытия.

Нуклеокапсид (nucleocapsid). Структура, состоящая из нуклеиновой кислоты вируса и окружающей ее кристаллоподобной белковой оболочки. Некоторые нуклеокапсиды не имеют оболочки. Зрелая частица последней стадии развития окружена мембраной и носит название «вирион».

Обваривание (coddle). Денатурирование (фиксация) белкового вещества насекомого-хозяина кратким погружением в горячую воду. В денатурированном виде насекомое-хозяин более эффективно используется паразитоидом при его массовом разведении.

Облигатный паразитизм (obligate parasitism). В данной книге этот термин относится к нематодам, которые не могут развиваться и размножаться без хозяина; ср. Факультативный паразитизм.

Облигатный патоген (obligate pathogen). Микроорганизм, вызывающий болезнь и требующий для своего развития и размножения живого хозяина; ср. Факультативный патоген.

Одиночный паразитоид (solitary parasitoid). Насекомое-паразит, обычно развивающееся в количестве одной особи в каждой особи-хозяина членистоногого; ср. Групповой паразитоид.

Олигофаг (стенофаг) [oligophagous (stenophagous)]. Организм, приспособленный к использованию лишь ограниченного числа видов растений или животных (например, лишь членов одного рода) в качестве хозяев или жертв; ср. Монофаг, Полифаг.

Паразит (parasite). Вид животных, обитающих на более крупном животном-хозяине или внутри него, питаясь им и нередко уничтожая его. Паразиту требуется только один хозяин или его часть для достижения половой зрелости; ср. Паразитоид, Хищник.

Паразитизм (parasitism). Термин, означающий тип симбиоза, при котором один партнер (паразит) живет за счет другого (хозяин), ничего не внося во взаимоотношения и часто уничтожая при этом хозяина.

Паразитоид (parasitoid). Насекомое, паразитирующее на членистоногом и являющееся паразитом только в незрелых стадиях. Паразитоид уничтожает хозяина в процессе своего развития и свободно живет в стадии имаго; ср. Паразит, Хищник.

Параспоральное тело (parasporal body). Включение, развивающееся вместе с эндоспорой в клетках некоторых бактерий в процессе спорообразования. У *Bacillus thuringiensis* и других кристаллоносных бактерий параспоральное тело представляет собой кристалл токсина.

Первичный паразитоид (primary parasitoid). Насекомое, которое паразитирует на каком-либо членистоногом, не являющемся паразитом; ср. Вторичный паразитоид, Сверхпаразитоид.

Перезаражение (суперпаразитизм) (superparasitism). Присутствие на или в одном хозяине большего числа особей-паразитоидов, чем то, которое хозяин ввиду ограниченности его пищевых ресурсов может успешно поддержать вплоть до достижения ими половой зрелости; ср. Мультипаразитизм.

Периодический выпуск (periodic release). Метод использования полезных организмов, при котором производятся повторные выпуски с целью искусственно поддержать высокий уровень плотности популяции местных биотических агентов в тех случаях, когда естественным образом такой уровень недостижим.

Пестициды третьего поколения (third-generation pesticides). Термин, предложенный Уильямсом (Williams, 1967) для ювеноидов и других естественных или синтетических соединений, потенциально пригодных для подавления вредителей, так как эти соединения эффективно воздействуют на естественные процессы, протекающие в организме насекомого и управляемые гормонами.

Планидия (planidium). Активная свободноживущая безногая личинка первого возраста у тех паразитических Diptera и Hymenoptera, которые обладают гиперметаморфозом. Эти долго живущие веретенообразные создания в высшей степени адаптированы к поиску хозяина.

Плодосмен (polyculture). Возделывание нескольких разных сельскохозяйственных культур со сменой во времени и пространстве для обеспечения разнообразного использования земли; ср. Монокультура.

Поливольтинный (multivoltine). Организм, дающий в год два или несколько полных поколений; ср. Моновольтинный.

Полифаг (polyphagous). Животное, приспособленное к использованию в качестве хозяев или жертв самых разнообразных животных или растений; ср. Монофаг, Олигофаг.

Полиэдр (polyhedron). Кристаллоподобное тельце-включение, характерное для клеток, зараженных вирусом ядерного или цитоплазменного полиэдроза.

Полиэдроз (polyhedrosis). Вирусное заболевание насекомых, для которого характерно образование в зараженной клетке включений, имеющих форму многогранников (полиэдров). Если эти включения формируются в ядрах зараженных клеток, то болезнь называют *ядерным полиэдрозом* или *нуклеополиэдрозом,*

а если включения образуются в цитоплазме, то *цитоплазменным полиэдрозом.*

Полиэмбриония (polyembryony). Развитие нескольких особей из одного яйца.

Приманочные посадки (trap crop). Небольшие посадки чувствительного к вредителю и крайне привлекательного для него кормового растения, высаженные раньше основной культуры или удаленные от нее пространственно с целью отвлечь на них вредителя и обеспечить затем его легкое уничтожение.

Принцип Гаузе (Gause's law). Экологический принцип, согласно которому разные виды, занимающие идентичные экологические ниши (т. е. экологически гомологичные), не могут неопределенно долго сосуществовать в одном местообитании (Гаузе, 1934).

Природное равновесие (balance of nature). Естественная тенденция растительных и животных популяций не уменьшаться в размере до полного вымирания и не увеличиваться до бесконечности, обусловленная естественными регуляторными процессами в ненарушенной среде.

Протелический паразит (protelean parasite). Вид насекомых, у которого паразитическими являются только неполовозрелые стадии (Askew, 1971).

Прямой вредитель (direct pest). Организм, причиняющий немедленный и непосредственный вред товарному продукту, например плодам, даже при низкой плотности популяции; ср. Косвенный вредитель (Turnbull, Chant, 1961).

Рациональная организация борьбы с вредителями (pest management). Часть рационального использования природных ресурсов. Включает процесс принятия решений, при котором учитывается необходимость в подавлении вредителя и возможные последствия этого подавления, а также все другие аспекты человеческой деятельности и целостности среды; см. также Интегрированный метод борьбы с вредителями (Stark, 1971, 1973).

Рациональное использование природных ресурсов (resource management). Всеобъемлющий процесс принятия решений, касающихся рационального использования и сохранения природных ресурсов и окружающей среды; ср. Рациональная организация борьбы с вредителями.

Регулирование численности популяции (population regulation). Процесс, определяющий численную плотность живых организмов. По мнению большинства авторов, в нем непременно участвует хотя бы один зависящий от плотности популяции фактор смертности, ответственный за стабилизацию размера популяции на каком-то среднем, характерном для данной популяции уровне или вблизи от него.

Регуляторы роста насекомых (РРН) [insect growth regulator

(IGR)]. Общий класс природных и синтетических химических соединений, участвующих в регулировании роста и метаморфоза у насекомых. В него входят ювеноиды и некоторые другие соединения, ингибирующие либо ювенильный гормон, либо другие физиологически активные соединения (Staal, 1975; Granett, Dunbar, 1975).

Сверхпаразитоид (hyperparasitoid). Насекомое, паразитирующее на другом паразитоиде.

Септицемия (septicemia). Заболевание, вызываемое попаданием в кровь и размножением объектов, рассматриваемых как системы патогенных микроорганизмов.

Симбиоз (symbiosis). Совместная жизнь в тесной ассоциации двух или нескольких организмов разных видов.

Симпатрический (sympatric). Обитающий в том же географическом районе; ср. Аллопатрический.

Симптоматология (symptomatology). Изучение симптомов и признаков болезней.

Синэкология (synecology). Область экологии, занимающаяся изучением взаимоотношений живых сообществ организмов между собой и с внешней средой; ср. Аутэкология.

Системный анализ (systems analysis). Комплекс методов для всеобъемлющего анализа сложных биологических объектов, рассматриваемых как системы с переплетающимися причинно-следственными связями (Watt, 1966, 1968).

Случайное биологическое подавление вредного насекомого (fortuitous biological insect pest suppression). Полезное, но случайное распространение чужеземных полезных организмов в новых для них районах и (или) на новых вредителях, в результате которого популяция вредителя подавляется; сюда же относится успешное регулирование численности завезенных вредителей местными естественными врагами.

Сопротивление среды (environmental resistance). Совокупное действие всех — и физических, и биотических — факторов смертности организма, действующих в среде, которое не позволяет организму реализовать абсолютный репродуктивный потенциал.

«Специфический образ искомого» (specific search image). Впечатление, остающееся у хищника после нескольких случайных встреч с видом — потенциальной жертвой, благодаря которому он приобретает способность распознавать и интенсивно искать этот вид-жертву (Tinbergen, 1960).

Таблица выживания (life table). Способ выражения упорядоченным образом результатов наблюдений над изменениями плотности популяции насекомых во времени и пространстве и процессов, которыми определяются эти изменения, особенно в отношении распределения смертности по возрастам и ее причинам.

Телиотокия (thelyotoky). Тип партеногенетического размно-

жения, при котором в потомстве оказываются только самки; ср. Арренотокия, Дейтеротокия.

Тельца-включения (inclusion bodies). Белковые кристаллоподобные структуры, возникающие в клетках насекомых, зараженных некоторыми патогенными вирусами; могут иметь различные размеры и формы. Каждое тельце-включение обычно содержит некоторое количество размножившихся вирионов; см. Капсула, Полиэдр.

Толерантность (tolerance). Определение этого термина дано Пайнтером (Painter, 1951): это основа устойчивости, благодаря которой хозяин способен расти, размножаться и залечивать повреждения, поддерживая в то же время популяцию вредителя, которая могла бы повредить более чувствительному хозяину.

Трансовальная передача возбудителя (transovum). Передача патогенных микроорганизмов от одного поколения следующему на внешней стороне загрязненных яиц; ср. Трансовариальная передача возбудителя.

Трансовариальная передача возбудителя (transovarial). Передача патогенных микроорганизмов от матери потомству еще в то время, когда это потомство находится в яйцах внутри яичника; ср. Трансовальная передача возбудителя.

Устойчивость (resistance). Врожденная особенность, позволяющая организму уменьшать вред, причиняемый ему врагами, или как-то влиять на их вредное воздействие (Painter, 1951).

Устойчивость хозяина (host resistance). Определение этого термина дано Пайнтером (Painter, 1951): это наследственная способность определенной разновидности растения (или животного) давать больший урожай хорошего качества по сравнению с обычными разновидностями при одинаковом уровне заражения вредителем; эта способность основана на трех элементах: отсутствии предпочтения у вредителя к данной разновидности, антибиозе и (или) толерантности.

Факторы, зависящие от плотности популяции (density-dependent). Факторы смертности, способствующие по мере увеличения плотности популяции уничтожению все большего процента особей и наоборот (Smith, 1935).

Факторы, не зависящие от плотности популяции (density-independent). Факторы смертности (или другие факторы), которые уничтожают сравнительно постоянную долю популяции независимо от изменений ее плотности (Smith, 1935).

Факультативный паразитизм (facultative parasitism). Термин употребляется в отношении нематод, которые могут либо паразитировать на здоровых насекомых, либо развиваться во внешней среде каким-либо другим образом (например, питаясь грибами), если насекомое-хозяин отсутствует; ср. Облигатный паразитизм (Poinar, 1975).

Факультативный патоген (facultative pathogen). Микроорганизм, способный к росту и размножению как в неживой среде, так и в живом хозяине; во втором случае у хозяина может развиться болезнь; ср. Облигатный патоген.

Феромон (pheromone). Химическое вещество — переносчик информации; выделяется железами внешней секреции организма и вызывает изменения в поведении или физиологических функциях других особей того же вида; ср. Гормон (Karlson, Butenandt, 1959).

Форезия (phoresy). Тип симбиоза, при котором один вид используется другим в качестве средства передвижения.

Функциональная реакция (functional response). Основная поведенческая реакция паразитоида или хищника на изменение плотности популяции хозяина или жертвы. Положительная функциональная реакция заключается в увеличении потребления пищи с увеличением плотности хозяина или жертвы, отрицательная, наоборот,— в уменьшении; ср. Численная реакция.

Характерная средняя плотность (положение равновесия) [characteristic mean density (equilibrium position]. Сравнительно устойчивая средняя плотность популяций в данной устойчивой окружающей среде. Плотность популяции в разные моменты колеблется около этой величины, но лишь в определенных пределах. Колебания эти происходят под воздействием сложной комбинации факторов среды; см. Естественное регулирование.

Хищник (predator). Животное, питающееся другими животными (жертвами), которые обычно меньше и слабее его, и часто полностью и быстро пожирающее их при этом. Как правило, до достижения половой зрелости хищнику требуется разыскать и потребить не одну, а несколько жертв; ср. Паразит, Паразитоид.

Хозяин-заменитель (factitious host). Не используемый в природе, но приемлемый хозяин, применяемый в лаборатории для разведения полезных организмов.

Цитоплазматическая несовместимость (cytoplasmic incompatibility). Стерильность, обнаруживаемая при спаривании между особями определенных аллопатрических популяций одного вида, обусловленная неспособностью спермы самца одной линии проникать в цитоплазму яйца самки другой линии и оплодотворять его (Laven, 1974).

Численная реакция (numerical response). Реакция популяции паразитоида или хищника на изменения плотности популяции его хозяина или жертвы, выражающаяся в изменении характера размножения, миграций и выживания. При положительной реакции в ответ на повышение плотности хозяина или жертвы рождаемость, выживаемость и иммиграция увеличиваются, при отрицательной реакции, наоборот, уменьшаются; ср. Функциональная реакция.

Экдизоид (ecdysoid). Синтетическое или природное химическое соединение растительного или животного происхождения, обладающее биологической активностью, сходной с активностью настоящего гормона линьки — экдизона.

Экдизон (ecdyson). Гормон линьки насекомых; химическое соединение, секретируемое торакальными железами после каждой линьки или в конце диапаузы; оно стимулирует рост и развитие различных соматических тканей и другие физиологические и морфологические изменения, необходимые для постоянного повторения линочного цикла.

Экзотический (exotic). Чужеземный, завезенный из-за границы.

Экзотоксин (exotoxin). Растворимое токсичное вещество, продуцируемое некоторыми бактериями и обнаруживаемое в культуральной среде в процессе их роста; ср. Эндотоксин.

Экологическая ниша (ecological niche). Место, которое организм занимает в биотических взаимоотношениях, а также в физической среде, определяющееся его особыми структурными и физиологическими приспособлениями и развитыми типами поведения данного организма.

Экологические гомологи (ecological homologous). Два аллопатрических вида организмов с идентичными или очень сходными требованиями к экологическим нишам, особенно в отношении ресурса среды, имеющегося лишь в ограниченном количестве.

Экономический порог вредоносности (economic threshold). Понятие, связанное с плотностью популяции вредителя, численность которой достаточна для того, чтобы причинить экономический ущерб, если против вредителя не будут предприняты меры (Headley, 1972).

Экстенсивность заражения (parasitization). Относительная величина той части популяции хозяина, которая заражена паразитами.

Эктопаразитоид (ectoparasitoid). Паразитическое насекомое, развивающееся снаружи на своем хозяине — членистоногом; ср. Эндопаразитоид.

Эндопаразитоид (endoparasitoid). Паразитическое насекомое, развивающееся внутри своего хозяина — членистоногого; ср. Эктопаразитоид.

Эндоспора (endospore). Крайне устойчивая переживающая стадия жизненного цикла некоторых бактерий, образующаяся внутри вегетативной бактериальной клетки и после освобождения способная заразить нового хозяина.

Эндотоксин (endotoxin). Токсичное вещество, образуемое некоторыми бактериями и сохраняющееся в их вегетативных клетках. У *Bacillus thuringiensis* эндотоксин составляет часть кристалловидного параспорального тела; ср. Экзотоксин.

Эндофильный (endophilous). Требующий для выживания по-

стоянного присутствия человека, поставляемых им пищевых ресурсов и стабильной микросреды, создаваемой человеком.

Энзоотия (enzootic). Болезнь, постоянно регистрируемая в данной области, но встречающаяся очень редко; ср. Эпизоотия.

Энтомогенный (entomogenous). Организм (обычно микроорганизм), растущий в теле или на теле насекомых.

Энтомопатогенный (entomopathogenic). Способный вызывать болезни у насекомых.

Энтомопоксвирус (entomopox virus). Вирус насекомых, морфологически сходный с вирусом оспы позвоночных. Для него характерна веретеновидная или овальная форма вирусных частиц, окруженных двумя-тремя мембранами; в таком виде вирусные частицы, как правило, включены в крупные овальные белковые кристаллы, образованные в цитоплазме зараженных клеток.

Энтомофаг (entomophagous). Организм, потребляющий в пищу насекомых или их части (насекомоядный).

Энтомофильный (entomophilic). Предпочитающий насекомых.

Эпизоотия (epizootic). Вспышка болезни (или иногда размножения вредителя), при которой наблюдается необычно большое число случаев заболевания (или необычная плотность популяции вредителя); ср. Энзоотия.

«Эффект отдачи» (восстановление численности вредителя) [flareback (pest resurgence)]. Быстрое, иногда взрывоподобное возрастание численности популяции вредителя после обработки инсектицидом, в результате которой были уничтожены связанные с ней и, возможно, игравшие регуляторную роль естественные враги этого вредителя.

Ювабион («бумажный фактор») [juvabion ("paper factor")]. Химическое соединение, обладающее активностью ювенильного гормона и содержащееся в бумаге, производимой из американской бальзамической пихты. Активен в отношении бескрылого красноклопа *Pyrrhocoris apterus* L. Случайно открыт в 1966 г. (Slama, Williams, 1966).

Ювенильный гормон (ЮГ) [juvenile hormone (JH)]. Химическое соединение, продуцируемое corpora allata. Один из трех основных гормонов, управляющих развитием насекомых. Определяет тип линьки, которая происходит под влиянием экдизона. При высоком титре ЮГ в крови происходят дополнительные личиночные или нимфальные линьки; при низком титре или при полном отсутствии ЮГ происходит превращение в куколку или имаго.

Ювеноид (аналог ювенильного гормона; АЮГ) [juvenoid (juvenile hormone analog; JHA)]. Синтетическое или природное соединение растительного или животного происхождения, биологическая активность которого сходна с активностью настоящего ювенильного гормона.

Глава 2 ИСТОРИЧЕСКИЕ, ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОДАВЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

В самые последние годы использование различных биологических методов для подавления насекомых-вредителей приобретает все возрастающее признание, даже популярность. Причиной тому несколько факторов, и не последний из них — общее внимание широкой публики к вопросам охраны окружающей среды, вызванное появлением в 1962 г. книги Рейчел Карсон «Безмолвная весна» (Carson, 1962). Но, как мы увидим позже, такая изящная и вместе с тем сложная концепция, как биологическое подавление насекомых-вредителей, не приобретает право на существование и преобладание над другими концепциями за одну ночь и не выходит в законченном виде из головы одного человека. Развитие этой области знаний было медленным, иногда болезненным процессом. В истории ее развития есть несколько блестящих успехов, есть неудачи и есть много экспериментов, закончившихся в высшей степени успешно, но не получивших большой известности как раз из-за этого успеха. В самом деле, результаты успешной программы биологического подавления вредителя впечатляют только тогда, когда достигнутое можно сравнить с ранее существовавшим положением. В последующих трех главах мы коснемся некоторых важных моментов «классического» биологического подавления насекомых-вредителей, т. е. направленного использования паразитоидов, хищников и патогенных микроорганизмов для регулирования и сокращения популяций вредных насекомых до уровней, безопасных для экономики. Некоторые более новые аспекты и методы биологического подавления насекомых-вредителей обсуждаются подробнее позже (гл. 4). Самые ранние наблюдения, а также интуитивные и эмпирические работы, обсуждающиеся в разд. 2.1, привели к признанию и оценке некоторых основных экологических принципов и теорий динамики популяций, которые обсуждаются в разд. 2.2. В разд. 2.3 эти и другие экологические концепции представлены в их методологической связи с классической практикой биологического подавления насекомых-вредителей.

2.1. Историческое развитие

2.1.1. Ранняя история до 1888 г.

Чтобы найти корни того комплекса методов, который сейчас известен как биологическое регулирование, приходится заглянуть глубоко в туманные дали предыстории человечества. Определенно можно сказать, что еще задолго до возникновения человечества, задолго до первых неуверенных шагов сельского хозяйства насекомые взаимодействовали с другими обитателями биосферы. Некоторые из этих взаимодействий были полезны для отдельного насекомого (например, при этом насекомому предоставлялись питание, укрытие или другие преимущества в порядке симбиотических взаимоотношений), а другие были гибельны (например, конкуренция, заболевания, встреча с хищником). Все такие взаимодействия были необходимы, потому что выжить в природе вид может только совместно с другими организмами, производя не слишком много, но и не слишком мало особей для поддержания стабильной популяции в данных условиях среды. Позже знаменитый биолог Чарлз Дарвин оценил этот процесс и подробно обсудил его.

Явление энтомофагии существует с тех пор, когда появились первые насекомые. Эти мелкие, сравнительно беззащитные животные становились жертвами различных хищников, паразитов и патогенных микроорганизмов, часть которых настолько приспособилась к насекомым, что стала целиком зависеть от них в своем существовании. Никто точно не знает, когда человек разумный, *Homo sapiens,* впервые заметил, что другие животные часто питаются насекомыми, но первобытные люди сами использовали насекомых в собственном рационе, как это делают и сейчас многие примитивные народы. Есть основания предположить, что простой факт использования насекомых хищниками был отмечен уже давно, потому что человек и сам иногда конкурировал с другими хищниками насекомых, но требующее более тонких наблюдений представление о паразитизме появилось, вероятно, лишь сотни лет спустя. Некоторые заболевания насекомых производят такой драматический эффект, что даже первобытный человек должен был их заметить и, возможно, сравнивал их с болезнями более крупных животных, хотя у нас нет доказательств, что такие наблюдения им делались (Steinhaus, 1956).

Переход к сельскому хозяйству и его развитие в неолите, около 10 000 лет до н. э., поставило человечество непосредственно перед проблемой конкуренции с насекомыми за пищу. С появлением растениеводства и монокультуры возникли участки, изобилующие некоторыми видами растений, и неизбежно создались локальные скопления вредителей, использующих эти виды в

пищу. Мы знаем, что по мере прогресса сельского хозяйства, его усложнения человек стал использовать приемы селекции, отбирая определенные разновидности выращиваемых полезных растений. Особое внимание при отборе обращали на линии, дающие больший урожай благодаря более крупным или более многочисленным семенам, плодам или клубням, но, по-видимому, человек замечал и другие полезные свойства, которые также учитывал при селекции. Таким образом, селекцию разновидностей, устойчивых к болезням и насекомым-вредителям, можно считать первым практическим применением одного из видов биологического подавления насекомых-вредителей.

Еще тогда, когда первобытный человек наблюдал, как птицы ловят насекомых, а змеи поедают грызунов в лесах и полях, он должен был заметить и склонность некоторых диких кошачьих к мышам и крысам, т. е. тем видам, которые вредили ему в зернохранилищах и на других продовольственных складах. В какой-то мере эта полезная для человека склонность кошачьих способствовала одомашниванию кошки древними египтянами. Это событие можно рассматривать как вторую древнюю попытку биологического подавления вредителей.

Теперь мы можем перейти из области предположений в мир документированных фактов. В Библии мы встречаем рассказ о различных бедствиях, обрушившихся на Египет. В первой главе книги пророка Иоиля описан ряд опустошительных налетов на сельскохозяйственные культуры насекомых, которые позже исчезают. Этот рассказ свидетельствует о том, что цикличная природа изменений в популяциях вредителей была замечена очень давно. Как и в отношении многих других областей биологии, ряд самых древних документированных данных по нашему предмету находится в сочинениях древнегреческих и древнеримских натуралистов (Smith, Secoy, 1975). Кое-что о насекомых писали некоторые философы классической древности, особенно известны и ценны сочинения Аристотеля и Плиния (Marlatt, 1898). Среди большого количества общих наблюдений и описаний, касающихся различных аспектов исследования насекомых, можно найти и ранние наблюдения по патологии насекомых. Аристотель (384—322 до н. э.) в своей «Истории животных» описывает разрушения, причиняемые сотам большой пчелиной огневкой, и предполагает, что она «вносит в рой болезнь» (Steinhaus, 1956). Далее он описывает симптомы другой болезни пчел; насколько можно понять, это гнилец. Древнеримский автор Плиний (23—79 г. н. э.) тоже знал несколько заболеваний пчел. В другой части мира другое одомашненное насекомое — тутовый шелкопряд тоже страдало от различных заболеваний, часть которых была описана уже в 1000 г. н. э. (Steinhaus, 1956). Но все эти случаи не имели, да и не могли иметь особой практической ценности,

поскольку древние натуралисты и философы ограничивались простым наблюдением и описанием. Лишь по прошествии средних веков к накопленным практическим сведениям о естественной смертности у насекомых было добавлено кое-что существенно новое.

Правда, известны два замечательных исключения. Хотя уничтожение насекомых хищниками наблюдалось и отмечалось уже давно, идея применения хищных животных для борьбы с вредителями сельского хозяйства зрела довольно долго. По-видимому, первый известный пример использования метода биологического подавления насекомых-вредителей в современном смысле — это введение китайцами в цитрусовые рощи хищных муравьев (Liu, 1939). Древняя китайская книга «Чудеса из Южного Китая», появившаяся около 900 г. н. э., сообщает, что на местных рынках можно было купить крупных желтых муравьев с длинными ногами (по-видимому, это были *Oecophylla smaragdina* F.), которых использовали для защиты апельсиновых деревьев от появления «червивых» плодов. Другой автор упоминает о том же в 1300-х годах, и еще в 1939 г. гнезда муравьев можно было купить на рынках Кантона. Мак-Кук (McCook, 1883) рассказывает о статье в китайской газете об этом методе и обсуждает возможности применения данных муравьев или каких-то местных видов для подавления вредителей в Соединенных Штатах. Другой пример раннего применения биологического регулирования — практика владельцев финиковых рощ на Ближнем Востоке, в Йемене, где колонии полезных муравьев ежегодно переносили с гор в рощи, чтобы подавлять насекомых-вредителей (Botta, 1841).

Вскоре после того, как в Европе возобновились научные исследования, стали появляться новые ценные данные, касающиеся поведения насекомых в природе. В XVI в. и начале XVII в. возобновившийся интерес к науке выражался главным образом в пересказе верований древних, частично дополнявшемся оригинальными наблюдениями. Для этого периода характерны такие имена, как Гесснер, Томас Муффе, Альдрованди. Книга Муффе «Театр насекомых», куда вошла и работа Гесснера, была опубликована (посмертно) в 1634 г; это была первая книга, целиком посвященная насекомым. В ней обсуждались, а частично изображались в иллюстрациях признаки различных болезней, паразиты пчел, а также зараженный нематодами тутовый шелкопряд (Ordish, 1967). Хотя книга Муффе была первой книгой о насекомых, труд Улисса Альдрованди "De Animalibus Insectis" был первым опубликованным сочинением на нашу тему (1602 г.). В нем резюмировалось все написанное о насекомых ранее, а также впервые упоминалось о паразитизме у насекомых. Альдрованди описал нападение группового паразитоида *Apanteles glomeratus* (L.) на репницу *Pieris rapae* (L.), но он неправильно истол-

ковал наблюдавшееся им явление и принял хорошо различимые коконы паразитоида за его яйца. В 1608 г. итальянец Франческо Реди описал то же явление, а также паразитирование «мухи» (наездника) на тлях. Реди известен также тем, что он опроверг учение о самопроизвольном зарождении жизни из неживого вещества. Следует отметить, что лишь в 1706 г. Валлиснери правильно интерпретировал все ранние наблюдения, касающиеся паразитизма у насекомых.

В литературе XVIII в. появилось множество других упоминаний о насекомых-хищниках и паразитоидах. В то время натуралисты поставили под сомнение труды древних ученых и начали самостоятельно исследовать мир животных. В 1701 г. великий голландский микроскопист Левенгук зарисовал и описал паразитоида ивового пилильщика (Doutt, 1964). Выпущенные в то время в свет иллюстрированные труды по естественной истории насекомых Гедерта, де Геера, Боннэ, Жоффруа и Реомюра выполнены прекрасно. Особенно замечательна очень полезная и точная работа Рене Реомюра (Réaumur, 1734), который, может быть, больше других ученых сделал для разработки идеи биологического подавления вредных насекомых. В своих «Мемуарах к истории насекомых» он, по-видимому, первый рекомендует биологическое подавление вредителей: предлагает вносить яйца «мух, поедающих тлей» (т. е. сетчатокрылых) в оранжереи, чтобы не допускать размножения там тлей. Реомюр обнаружил также нематоду, паразитирующую на шмелях, и включил в книгу главу с рисунками гусениц, зараженных паразитами. Еще в 1726 г. он описал так называемого «китайского растительного червя» — без сомнения, это гусеница чешуекрылого, зараженная грибом *Cordyceps* (Steinhaus, 1956).

Большинство ранних натуралистов было, как мы сказали бы теперь, экологами, и такая направленность неизбежно заставляла их рассматривать вредителей с точки зрения возможностей биологической борьбы с ними. Это хорошо показывает цитата из Реомюра (Réaumur, 1736):

«Люди не любят гусениц и, если бы могли, уничтожили бы их всех. Но если немного подумать над тем, в чем же наша истинная выгода, эта ненависть прекращается. Мы любим смотреть на покрытые листьями деревья в наших садах и лесах; мы любим видеть на этих деревьях птиц, пение и оперение которых восхищают нас. Поэтому мы должны позаботиться... о том, чтобы все гусеницы не были убиты и чтобы эти птицы не лишились своей пищи. Без сомнения, все в мире устроено очень хорошо, но мы просто не видим всех связей, которые соединяют все эти весьма разнообразные формы жизни между собой... Воображая себя, как мы любим это делать, центром Вселенной, а все другие вещи связанными с нами, мы неспособны заметить менее прямые, но

полезные функции некоторых созданий, которых мы знаем только по их непосредственным, иногда вредным, побочным эффектам».

Де Геер в 1760-х гг. сказал, что «мы никогда не сможем обороняться от насекомых без помощи других насекомых» (Weiss, 1936). Еще один выдающийся европейский биолог XVIII в. заслуживает особого упоминания за его вклад в развитие биологических методов борьбы. Это Карл Линней, который интересовался не только систематикой; он был также опытным наблюдателем природы и экологом, а его второй любовью были насекомые (Usinger, 1964). Развивая идеи Реомюра, Линней (под псевдонимом К. Н. Нелин) предложил сокращать численность садовых вредителей с помощью хищного жука *Calosoma sycophanta* (L.) Он даже провел испытания этого метода, отловив в лесу *Calosoma,* а также другие виды жужелиц и перенеся их в сад. Для подавления тлей он также рекомендовал применять божьих коровок, златоглазок и паразитических перепончатокрылых. Еще в 1760 г. Линней выдвинул идею «природного равновесия», заметив, что «растительноядные насекомые всегда связаны с другими, которые уничтожают их, если они становятся слишком многочисленными», и «таким образом идет война всех против всех».

Хотя большая часть этих ранних работ проводилась в Европе, различные методы биологического подавления вредителей в какой-то мере были предметом обсуждения и в Новом Свете (Weiss, 1936). Уже в 1771 г. здесь давались рекомендации «о времени посева гороха, чтобы предупредить истребление урожая червями». В 1792 г. было предложено для борьбы с гессенской мухой уничтожать стерню после жатвы. Впервые описав пяденицу *Paleacrita vernata* (Peck), Пек (Peck, 1795) отметил также естественные факторы регуляции ее популяций, в том числе два важных вида птиц и болезнь «деликвиум» («разжижение»), вызываемую, по-видимому, вирусом. Позже, в 1800 г., Пек заметил яйцевого паразитоида вишневого пилильщика *Caliroa cerasi* (L.). Митчилл (Mitchill, 1799) предложил для уничтожения зимовочных убежищ взрослых самок пядениц и лишения их защиты от ветра и птиц соскребать с деревьев всю отставшую кору. Рекомендовался даже такой странный способ борьбы с муравьями на плантациях: «помещать небольшое количество человеческих испражнений в муравьиные кучи, в результате чего не только убивается масса муравьев, но остальные отваживаются от своих жилищ» (Weiss, 1936).

Примерно в то же время, в 1762 г., была осуществлена первая программа по перемещению хищника для подавления насекомого-вредителя из одной страны в другую, программа, опередившая свое время на сто лет (Moutia, Mamet, 1946). С самого начала развития сельского хозяйства на острове Маврикия в Индийском океане одним из наиболее опасных вредителей сахарного трост-

ника была красная саранча *Nomadacris septemfasciata* Serville. В 1762 г. для борьбы с саранчой из Индии была вывезена птица майна *Acridotheres tristis* L. Идея, видимо, оказалась плодотворной, и вред, приносимый красной саранчой, стал постепенно уменьшаться, пока в 1770 г. это насекомое уже не представляло серьезной опасности.

В XVI—XVIII вв. научная мысль развивалась все более и более интенсивно, а количество оригинальных наблюдений и экспериментов увеличивалось. Простые наблюдения и описания отдельных случаев паразитизма, хищничества и заболеваний у насекомых были необходимым этапом в развитии идеи биологического подавления вредителей, но, чтобы этот метод стал жизнеспособным, требовалось признание еще одной важной концепции. Только в XIX в. была полностью осознана потенциальная важность различных факторов смертности в подавлении популяции вредителя. Конечно, еще раньше была одомашнена кошка, раньше были даны опережающие свое время советы Реомюра и Линнея, раньше была проведена интродукция майны на остров Маврикия, но в окончательном создании философских основ биологического регулирования и в широком распространении этого метода важную роль сыграли спорные труды Томаса Мальтуса по проблемам населения и стимулированные ими мысли Дарвина.

Эразм Дарвин, дед Чарлза, предложил освобождать теплицы от тлей, поселяя там божьих коровок. В своей работе «Фитология» (Darwin, 1800) он впервые высказался в пользу переноса полезных организмов из одной страны в другую, предложив заразить английских водяных крыс ленточными червями от американских крыс. Он заметил также, что гусеницы капустницы приносили бы гораздо больше вреда, если бы «половина из них не уничтожалась ежегодно мелким наездником».

В Америке в накопление знаний о насекомоядных насекомых и болезнях насекомых внесли свой вклад некоторые энтомологи-любители. Митчилл (Mitchill, 1823) посвятил свою работу различным паразитическим животным, в том числе и перепончатокрылым из насекомых. Джейкоб Сист (Cist, 1824) опубликовал одно из первых в Америке наблюдений над поражением западного майского хруща грибом *Cordyceps*. Геррик (Herrick, 1840) обсудил яйцевых и куколочных паразитоидов гессенской мухи, он также опубликовал несколько заметок о *Platygaster*, яйцевом паразитоиде пядениц. А филадельфийский врач Джозеф Лейди в 1862 г. сделал сомнительное в практическом отношении предложение завести на городских площадях «по несколько индюшек, цесарок и кур, которые уничтожали бы всех насекомых, попавшихся им на глаза» (Weiss, 1936).

В европейской литературе все чаще стали появляться другие, более практичные рекомендации. Большой интерес вызывали божьи коровки. Кирби и Спенс (Kirby, Spence, 1867) рекомендовали использовать их и действительно использовали для борьбы с тлями. Оллиф (Olliff, 1891) писал, что божьи коровки применяются уже, возможно, несколько веков фермерами, выращивающими на юге Англии хмель, и что эти фермеры даже нанимали женщин и детей собирать этих жуков в те годы, когда они были редкими. Немецкий энтомолог Хартиг в 1827 г. описал методику содержания зараженных гусениц в садках, из которых паразитоиды, выходящие из гусениц, могли вылетать, чтобы продолжать свою полезную деятельность в окрестных лесах. Другой немецкий лесной энтомолог, Ратцебург, написав книгу «Наездники лесных насекомых» (Ratzeburg, 1844), привлек внимание к роли паразитоидов в подавлении популяций лесных насекомых, но он полагал, что человек никак не может способствовать этому процессу. В Австрии натуралист Винцент Кёллар (Köllar, 1840) опубликовал ценный «Трактат о насекомых», созданный им по поручению императора Франциска I. Основной целью книги было ознакомить широкую публику с вредными насекомыми; в ней подчеркивалось, что понимание циклов развития вредителей — ключ к эффективной борьбе с ними. Кёллар преуспел в своей задаче, подробно описав жизненные циклы более 120 видов. Помимо рекомендаций по различным механическим методам, практической информации о методах борьбы в книге немного, но в разделе «Средства защиты от вредных насекомых» автор показал ясное понимание важности паразитоидов и хищников в «ограничении слишком сильного размножения некоторых насекомых». В книге говорится о летучих мышах и других полезных млекопитающих, которые истребляют насекомых, — от кротов и ежей до белок и кабанов. Птицы играют еще более важную роль, и Кёллар предложил законодательные меры по защите птиц и млекопитающих. Наконец, он считал, что основную роль в подавлении вредителей играют полезные насекомые, и перечислил несколько их групп, дав, кроме того, в высшей степени точное описание жизненного цикла одного паразитического перепончатокрылого.

Кирби и Спенс (Kirby, Spence, 1867) в Англии тоже понимали важность естественных врагов и естественной регуляции: «основными факторами... в ограничении вредных видов насекомых в приемлемых пределах являются другие насекомые... Им мы обязаны... тем, что наши урожаи, наш хлеб, наш скот, наши плодовые и лесные деревья... не уничтожаются полностью». Они описали применение для борьбы с тлями различных хищных ос, личинок златоглазок, мух-журчалок и божьих коровок. Эти авторы знали о пользе, приносимой наездниками, хальцидами, парази-

тическими двукрылыми, жужелицами, жуками-скакунами, богомолами, клопами-редувиидами, стрекозами и пауками. Они внесли практичное, особенно для того времени, предложение «истреблять» постельных клопов, запуская в комнату, где их много, 6—8 особей хищного клопа *Pentatoma bidens* и закрывая эту комнату на несколько недель.

Немало работ по биологическому регулированию популяций насекомых было опубликовано в России между 1870 и 1890 гг., в их числе работы Порчинского, Кеппена и Линдемана о паразитоидах и хищниках (Чеснова, 1968).

Во Франции Буажиро сообщил об успешном подавлении численности непарного шелкопряда на придорожных тополях при выпуске на них заранее собранного хищного жука *C. sycophanta*. Чтобы уменьшить популяции уховертки в своем саду, он использовал также хищного жука-стафилина (Howard, 1930). В Италии в 1845 г. была учреждена премия за новые успешные методы использования хищных насекомых для подавления вредителей. Антонио Вилла получил золотую медаль за эксперименты по регулированию численности растительноядных насекомых-вредителей в своем саду с помощью жужелиц и стафилинов (Silvestri, 1909). Кроме того, он составил список полезных насекомых и убеждал крестьян уничтожать не всех насекомых подряд, а отличать полезные виды от вредных. В тот период в Италии работали также такие ученые, как Камилло Рондани, систематик, собравший ценную информацию о хозяевах изучавшихся им паразитических насекомых; Т. Белленги, прогрессивный биолог, сказавший однажды: «Энтомологический паразитизм имеет будущее, и именно на него больше, чем на что-либо другое, итальянское сельское хозяйство должно возлагать свои надежды» (Howard, 1930); и Агостино Басси, пионер в области патологии насекомых, первый продемонстрировавший грибковую природу болезни тутового шелкопряда мюскардины в 1835 г. (Steinhaus, 1956).

К середине прошлого века некоторые ученые начали делать обобщения во все разраставшейся системе знаний о паразитоидах, хищниках и болезнях насекомых. Еще во времена Линнея возникло представление о пищевых цепях, а теперь появились концепции пищевых сетей, экосистем и «борьбы за существование». Из многочисленных натуралистов и первых экологов, складывавших кусочки информации в цельную общую систему «природного равновесия», выделяются два имени: Джорджа Рассела Уоллеса и Чарлза Дарвина. Эпохальные идеи, выдвинутые этими двумя учеными, в значительной степени уже тогда были поняты и подхвачены энтомологами. Особенно выдающийся вклад внес другой англичанин, Джон Кертис, который в своем труде «Сельские насекомые» (Curtis, 1860) подробно обсуждал экологию раз-

личных сельскохозяйственных вредителей и постоянно подчеркивал важность паразитоидов и хищников для защиты урожая.

Как мы видели, большинство основных наблюдений и методологических соображений, приведших в конце концов к разработке методов биологической борьбы, пришло из Старого Света. Но окончательная кристаллизация идей биологического регулирования произошла, по-видимому, благодаря ситуации, сложившейся в сельском хозяйстве Северной Америки. Быстрому развитию сельского хозяйства в Новом Свете способствовали обширные пространства плодородных земель и благоприятный климат. Колонисты несколько сезонов получали превосходные урожаи экзотических для этого континента культур, привезенных в Америку из их родных стран и других районов земного шара. Затем внезапно появились насекомые-вредители, которые стали уничтожать урожай год за годом. Многие из этих вредителей не были новыми для фермеров, они имелись и на европейских полях; но взрывное увеличение численности популяций вредителей и следующее за этим полное уничтожение урожая не были знакомы фермерам ранее. Естественно, возник вопрос: почему в Америке вредители ведут себя иначе, чем в Европе? Этот вопрос был поставлен перед многими энтомологами.

Первым правильно проанализировал эту проблему и предложил ее решение энтомолог штата Нью-Йорк Аза Фитч, пришедший к мысли ввезти для подавления вредителей полезных насекомых из других стран (Doutt, 1964). Обсуждая вопросы, связанные с завозом из Европы оранжевого комарика *Sitodiplosis mosellana* (Géhin), Фитч писал (Fitch, 1861): «Ужасающие результаты жатвы 1854 г. ...натолкнули меня на мысль, что они обусловлены отсутствием у нас в стране паразитов, по крайней мере настоящих и эффективных паразитов комарика, и что наиболее действенным средством против этого насекомого был бы ввоз его естественных врагов из Европы». Фитч сам написал в Англию Джону Кертису и, объяснив проблему и предложив способы ее решения, попросил помочь в получении зараженного паразитоидами вида-хозяина. Идея Фитча подверглась в Англии широкому обсуждению и, видимо, была признана многообещающей. Но, как это часто бывает с планами по биологическому подавлению вредителей, не оказалось средств для финансирования проекта, и в результате перевоз паразитоидов не состоялся. В штате Иллинойс сильную поддержку идеям Фитча оказал другой выдающийся энтомолог того времени Бенджамин Уэлш. В 1860-х годах в своих работах, написанных в свойственном ему неаккуратном стиле, он пропагандировал идею ввоза паразитоидов из Европы, чтобы сократить опустошения, причиняемые различными завезенными вредителями, однако его призывы не нашли отклика. Он завершил статью по этому вопросу, опубликованную в 1866 г.,

следующим выводом: «Это общий принцип; как только вредное европейское насекомое случайно приживется в наших местах, мы должны сразу же ввезти паразитов и хищников, питающихся им у него на родине». Но только в следующем десятилетии нашлись люди, которые сделали кое-что для воплощения этих предложений в жизнь.

Как это ни удивительно, хотя идея международных перевозок полезных членистоногих впервые была выдвинута в помощь американскому сельскому хозяйству, первой страной, получившей партию таких организмов, была Франция, а привезена была эта партия из Америки. Многообещающий молодой энтомолог из Миссури, Райли, открыл хищного клеща *Tyroglyphus phylloxerae* Riley, нападающего на филлоксеру, которая тогда (1873 г.) была серьезной угрозой для французского виноделия. Этот клещ имеет американское происхождение, поэтому Райли вступил в сотрудничество с французскими учеными Планшоном и Фоэ и послал им живых клещей, которые, как он надеялся, помогут регулировать численность популяций филлоксеры. Клещи прижились на новом месте, но не смогли заметно уменьшить популяции филлоксеры (позже эту проблему удалось решить, когда во Франции стали использовать устойчивые сорта винограда, ввезенные из Америки). Райли находился под сильным влиянием идей Фитча и Уэлша, и в 1870 г. он впервые совершил целенаправленную перевозку паразитоидов из одного места в другое (Riley, 1893; Doutt, 1964), а именно врагов сливового цветоеда *Conotrachelus nenuphar* (Herbst) из Керквуда в штате Миссури в другие части того же штата. Его примеру вскоре последовали другие, Лебарон и Говард в США и Деко во Франции (Howard, 1930). Среди других ранних опытов международной перевозки полезных насекомых можно назвать перенос врагов тлей из Англии в Новую Зеландию в 1874 г., который, правда, дал неопределенные результаты (Doutt, 1964), и первую интродукцию паразитоида в Канаду в 1882 г. Саундерсом (Saunders, 1882). Саундерс получил из штата Нью-Йорк особей яйцевого паразитоида *Trichogramma minutum* (Riley) и выпустил их вблизи отложенных яиц завезенного в сады Онтарио пилильщика *Nematus ribesii* (Scopoli) (Baird, 1956).

Наконец, только в 1883 г., примерно через 30 лет после того, как Фитч призвал использовать ввоз полезных насекомых, США впервые получили такое насекомое. Успешный ввоз *A. glomeratus*, проведенный Райли (в то время работавшим в Министерстве сельского хозяйства США), был на самом деле и первым межконтинентальным переносом паразитоидов в целях биологической борьбы. Европейские браконциды со временем стали ценной частью комплекса паразитоидов завезенной в Америку репницы *P. rapae* (Riley, 1893).

Пока шли эти ранние эксперименты по интродукции полезных насекомых, классический биологический метод борьбы развивался и в несколько другом плане. Как сообщает Штейнхауз (Steinhaus, 1956), итальянский микробиолог Агостино Басси был первым, кто, правда, несколько косвенным образом, предложил в 1863 г. использовать для подавления насекомых-вредителей микробы. Во Франции Луи Пастер высказал в 1874 г. (Pasteur, 1874) идею использовать против виноградной филлоксеры простейших, вызывающих у пчел болезнь пебрину, или же найти грибковое заболевание, подходящее для этой цели. В том же году великий американский энтомолог Леконт (Le Conte, 1874), обсуждая «новую систему сдерживания» вредителей, включил в нее производство, интродукцию и распространение болезней. Это было первое конкретное и солидно обоснованное предложение такого рода, появившееся на английском языке (Steinhaus, 1956). Позже американский энтомолог немецкого происхождения Г. Хаген (Hagen, 1879) предложил использовать «пивное сусло или разведенные дрожжи», наносимые распылителем, с целью вызвать эпизоотии среди насекомых, а в том же году Комсток, Райли и Бернс испробовали этот метод на практике. Используя имеющиеся в продаже препараты дрожжей на подопытных насекомых в садках, эти и некоторые другие ученые, как и следовало ожидать, не смогли вызвать у насекомых заболеваний, поскольку дрожжи в этих препаратах оказались для них непатогенными. Только Бернс отметил высокую смертность своих подопытных животных, а Хаген, обследовав насекомых, подтвердил, что причина гибели «большое количество дрожжевых клеток». Но причиной гибели насекомых могло быть загрязнение дрожжей какими-то действительно патогенными микроорганизмами либо какая-то случайность. Несмотря на неправильную интерпретацию результатов экспериментов, нельзя не признать, что упомянутые выше исследователи, насколько было возможно при тогдашнем состоянии науки, обратили внимание на потенции микробиологического метода борьбы и способствовали его развитию (Steinhaus, 1956). Тем временем в Европе русский зоолог Мечников изучал вред, наносимый злакам хлебным жуком-кузькой *Anisoplia austriaca* Herbst. Заметив, что численность популяций вредителя из года в год сильно колеблется, он сделал вывод, что эти колебания — результат трех различных болезней. Одна из них вызывалась «зеленым мюскардинным грибом», сейчас известным под названием *Metarrhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin. Мечников нашел и других насекомых, чувствительных к этой болезни; он выступал за производство и использование ее возбудителя для борьбы с вредителями и специально распространял этот гриб (Мечников, 1880). К 1884 г. на экспериментальной установке было налажено производство спор *Metarrhizium* в количествах,

достаточных для продажи (Krassilstschik, 1888). Хотя полевые опыты дали очень ободряющие результаты, вскоре по неизвестным причинам программа была прекращена.

В конце XIX в. многим американским энтомологам стало ясно, что в любом списке важных в экономическом отношении насекомых-вредителей преобладают завезенные виды. Саундерс (Saunders, 1878), говоря об этой проблеме в президентской речи к энтомологическому обществу Онтарио, перечислил группу видов-вредителей, имеющих европейское происхождение. «Без сомнения,— сказал он, — увеличение их популяций связано с отсутствием многочисленных паразитоидов, которые питались этими вредителями у них на родине. В настоящее время назрела необходимость специального переноса полезных насекомых в Канаду». Говард (Howard, 1898) обнаружил, что из 73 самых важных вредных насекомых «первого класса» в США в то время 37 были завезены, 6 имели неизвестное происхождение и 30 были местными. Он потребовал ввести строгие законодательные карантинные меры. Райли (Riley, 1893) предупреждал от излишнего оптимизма в отношении ввоза полезных организмов из-за границы и указывал, что, вероятно, не все случаи интродукции будут столь же успешными, как недавняя программа по ввозу родолии.

Как уже говорилось, Райли участвовал в первой международной перевозке полезного членистоногого — он послал хищного клеща во Францию для борьбы с филлоксерой. Он также организовал первую межконтинентальную перевозку паразитоидов для целей биологической борьбы — интродукцию *A. glomeratus* для борьбы с завезенной репницей. Но только после весьма успешной интродукции божьей коровки *Rodolia cardinalis* (Mulsant) из Австралии в Калифорнию Райли, под руководством которого была проведена эта интродукция, приобрел большую известность, а биологическое подавление насекомых-вредителей было поставлено на солидную основу.

2.1.2. Средняя история до 1940 г.

Итак, мы проследили за развитием теории биологического подавления насекомых-вредителей от ее зарождения в наблюдениях первобытных людей и философов прошлого до ранних практических экспериментов, проведенных в середине и конце XIX в. Наблюдения накапливались, идеи и теории, возникавшие из них, укреплялись в умах и постепенно создавалась теоретическая основа, которую теперь часто называют «классическим биологическим методом борьбы». Приближалась новая эра в его развитии. Словно живое растение, идея биологической борьбы расцвела в умах многих энтомологов XIX в. и в 1888 г. дала первый

существенный плод — великолепный успех в борьбе с австралийским желобчатым червецом в Калифорнии.

Увлекательная история интродукции родолии в калифорнийские цитрусовые рощи излагалась уже не раз (Riley, 1893; Howard, 1917, 1930; Doutt, 1964), и ее успех, как признано всеми, по своим последствиям для практики прикладной энтомологии затмевает все предпринимавшиеся до тех пор усилия. Возможно, нам не удастся избежать некоторых повторений, но мы все же коснемся основных моментов этой работы, поскольку она имеет историческое значение для биологического подавления насекомых-вредителей.

Еще в 1882 г. был назначен специальный комитет калифорнийского совета по садоводству, чтобы рассмотреть возможные способы борьбы с австралийским желобчатым червецом *Icerya purchasi* Maskell, который стал угрозой процветавшей тогда цитрусовой промышленности. Райли, работавший в Министерстве сельского хозяйства США в Вашингтоне, тоже занимался этой проблемой; он первым заметил червеца в 1872 г. К 1886 г. у него было два полевых агента, Д. Кокиллет и А. Кёбеле, работавшие в Калифорнии и помогавшие ему в сборе информации. Выступая в 1887 г. перед съездом садоводов в Риверсайде и оценивая создавшееся положение, Райли смог вселить в собравшихся необходимую им надежду. Он отметил, что *Icerya* — завезенный вредитель, по-видимому, австралийского происхождения и что в Калифорнии нет хищников и паразитоидов, использующих этот вид, чем и объясняется серьезность вызываемых им потерь. Австралиец Фрэзер Кроуфорд, с которым Райли установил переписку, сообщил ему по крайней мере об одном паразитоиде — двукрылом *Cryptochaetum iceryae* (Williston), которое уничтожало червеца. В связи с этим Райли предложил, чтобы штат или, может быть, даже округ Лос-Анджелес послал в Австралию опытного энтомолога, который бы изучил, собрал и привез в Калифорнию полезных насекомых. Но из-за политических и финансовых неурядиц в Вашингтоне выполнение плана Райли временно задержалось. Все же в августе 1888 г. Кёбеле отплыл в Австралию, официально как представитель госдепартамента США на Международной выставке в Мельбурне, но на самом деле с целью собрать по поручению Райли насекомых — врагов червеца *Icerya*. Еще до отъезда Кёбеле У Клее, инспектор штата Калифорния по вредителям плодовых деревьев, независимо от него получил из Австралии от Кроуфорда некоторое количество мух *Cryptochaetum* и выпустил их на волю. Но настоящие события развернулись только тогда, когда Кокиллет под руководством Райли начал выпускать полезных насекомых, собранных Кёбеле.

Райли сначала верил в возможности *Cryptochaetum*, но вскоре стало ясно, что тем насекомым, которого все искали, была



Рис. 1. Родолия *Rodolia cardinalis* (Mulsant) из сем. Coccinellidae, хищник австралийского желобчатого червеца *Icerya purchasi* Maskell, представляет собой классический пример агента биологического подавления вредных насекомых.

мелкая божья коровка, питающаяся *Icerya* и открытая Кёбеле. Небольшое количество (129 особей) родолии *R. cardinalis* (Mulsant) (рис. 1) было получено между ноябрем 1888 г. и январем 1889 г. Их использовали для разведения. К июню 1889 г. более 10 000 потомков особей из этой первой партии были распределены по сотням садов на юге Калифорнии. В феврале и марте прибыли и были немедленно выпущены две другие партии родолии, в общей сложности 385 особей. Практически в каждом случае колонизации через несколько месяцев наступало феноменальное уменьшение зараженности червецом. В следующий сезон червец почти исчез и больше не представлял опасности. Цитрусовое садоводство было спасено, и родолию признали чудом прикладной энтомологии, причем стоимость программы по оценкам составила около 1500 долл. (Doutt, 1964). Вторичным полезным результатом этой интродукции было то, что *Cryptochaetum* тоже прижилась в Калифорнии и сейчас является важным врагом червеца в прибрежных районах вокруг Сан-Франциско и в некоторых частях Южной Калифорнии.

Кёбеле стал местным героем, а в его родной Германии метод биологической борьбы с вредителями в течение некоторого времени был известен как «метод Кёбеле». Другие ученые, особенно Райли, имели такое же или даже большее право на славу после успешного завершения программы, но главное состояло в том, что биологический метод получил право на существование. Результаты программы стали широко известны во всем мире, и другие страны, где *Icerya* причиняла вред, стали выписывать родолию из

Калифорнии. Практически везде, куда ее ввозили, наблюдались блестящие повторения калифорнийского успеха.

Благодаря успешному опыту с родолией биологическое подавление насекомых-вредителей прошло во многих районах, особенно в Калифорнии, через период большой популярности. Проводилось так много опытов с различными вредителями, их врагами, разными хозяевами и в разных местах, что было бы невозможно осветить их все, но все же мы рассмотрим несколько случаев и коснемся нескольких важных программ, чтобы показать, в каких направлениях развивался метод и как он пришел к этим направлениям.

Под впечатлением работы Кёбеле калифорнийские законодательные власти выделили в 1891 г. 5000 долл. на дальнейшие ввозы полезных насекомых из Австралии и обратились с просьбой к Райли и Министерству сельского хозяйства поддержать финансами Кёбеле в этой работе. Кёбеле пробыл в отъезде год и прислал за это время из Австралии, Новой Зеландии и с островов Фиджи 46 видов кокцинеллид, 4 из которых смогли акклиматизироваться в Калифорнии. Из них только *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, хищник мучнистого червеца, дал результаты, близкие к результатам, полученным с помощью родолии. Позже Кёбеле переехал из Калифорнии на Гавайи, где в 1893 г. занял такую же должность (Howard, 1930). До того как окончательно вернуться в Германию в 1912 г., он осуществил ряд программ по интродукции полезных насекомых (Ordish, 1967).

После Кёбеле Калифорния посылала за границу других энтомологов-сборщиков начиная с Дж. Компера в 1899 г., а затем, в числе других, Г Фирека, К. Клаузена и, наконец, Г Компера (сына Джорджа) в 1927—1928 гг. (Essig, 1931). Постепенно в Калифорнии возникла одна из самых сильных в мире организаций по биологической борьбе с вредителями. Большую поддержку методу в этот ранний период оказывал председатель комиссии по садоводству штата Элвуд Купер, который писал в 1907 г. (Essig, 1931): «Калифорнию можно поздравить с тем, что она стала пионером в борьбе с вредными насекомыми с помощью их естественных врагов. Годами мы были одиноки в этой борьбе, но сейчас нашему примеру следуют очень многие штаты, районы и другие государства, и на наш штат смотрят как на великий пример в этой работе. На самом деле польза, приносимая хищными и паразитическими насекомыми, была известна очень давно, но только в Калифорнии эта работа была поставлена на практические рельсы, и именно в нашем штате было положено начало ввозу полезных насекомых для борьбы с вредными видами».

Л. Говард, другой ученый, рано выдвинувший идею использования полезных насекомых и впервые в 1880 г. предложивший

перевозить насекомых из страны в страну, занялся также таксономией хальцид, поскольку в то время в этой области не было никакого прогресса. Он описал много новых видов и составил картотеку взаимосвязей паразитоидов и хозяев для всего мира. Будучи преемником Райли на посту главы Отдела энтомологии в Вашингтоне, Говард был очень влиятельным человеком. К критическим замечаниям Говарда о развитии биологического метода подавления вредителей в Калифорнии неизбежно прислушивались больше, чем к замечаниям кого-либо другого. И тем не менее метод некоторое время процветал в своем неизменном виде. В автобиографии Говард (Howard, 1933) писал, что из-за успеха опыта с родолией «без риска ошибиться можно сказать, что прогресс в борьбе с вредными насекомыми на западном побережье США был задержан на 10 лет или даже более из-за того, что на этот метод борьбы слишком полагались и потому забросили все другие методы и пути исследования». Говард также перевел для публикации в американском журнале статью Маршаля (Marchal, 1908), который почти столь же критично относился к излишним надеждам, возлагаемым на биологический метод борьбы в Калифорнии и в Австралии. Доутт (Doutt, 1964) отвергает критику Говарда, приводя многочисленные примеры прогресса в этот период других методов, помимо биологического. Затянувшийся спор между энтомологами штата и энтомологами федерального правительства о практике биологического подавления вредителей в Калифорнии почти закончился в 1912 г., когда руководителем программы был назначен Г. Смит.

Одним из основных пунктов, по которым Говард критиковал калифорнийские программы завоза насекомых, было отсутствие компетентного специального руководства, что, по его мнению, могло привести лишь к неосторожным перемещениям насекомых-вредителей и интродукции таких вредных организмов, как сверхпаразитоиды. Смита знали в Вашингтоне как способного, эрудированного энтомолога, готового к сотрудничеству с федеральными властями. С его назначением отпала пугающая перспектива объявления карантина, который задержал бы ввоз полезных насекомых в Калифорнию. Такое доверие к Смиту было вполне заслуженным, поскольку он был известен многими значительными достижениями в своей области (Hagen, Franz, 1973). Сначала он занимался вопросами ввоза и выбора естественных врагов в инсектарии штата, потом — на Экспериментальной станции цитрусовых культур при Калифорнийском университете, а позже — в Отделе биологического регулирования университета, охватывавшем своей деятельностью весь штат. Он организовывал и строил новые лаборатории и другие необходимые учреждения, вместе с Ч. Хаффейкером и Дж. Холлоуэем способствовал началу работ по биологической борьбе с сорняками, участвовал в орга-

низации лаборатории патологии насекомых, руководимой Э. Штейнхаузом. Именно Смит (Smith, 1919) первым предложил термин «биологическая борьба» (biological control) и создал обширные работы по теоретическим аспектам метода (Smith, 1935, 1939).

В последние годы XIX в., когда большинство энтомологов мира были захвачены идеей регулирования популяций вредителей с помощью завезенных паразитоидов и хищников, некоторые исследователи все же продолжали изучать патогены насекомых (Steinhaus, 1956). Ряд европейских исследователей под влиянием рекомендаций Мечникова испытывали на практике с разным успехом различные патогенные грибы. Для борьбы с личинками мух, кузнечиками и другими насекомыми они предлагали использовать грибы Entomophthoraceae, а против гусениц бабочки-монашенки *Porthetria monacha* (L.) и жуков *Melolontha* испытывались виды рода *Beauveria*. Вскоре стало ясно, что успех в значительной мере определяется тем, достаточно ли в окружающей среде влаги и хорошо ли изучены данные грибы, чтобы правильно использовать их для создания эпизоотий. На среднем западе США была предпринята широкая и хорошо разрекламированная программа по борьбе с белокрылым клопом *Blissus leucopterus* (Say) с помощью гриба *Beauveria globulifera* (Spegazzini) Picard (-*B. bassiana* (Balsamo) Vuillemin). Два выдающихся энтомолога того времени, Ф. Сноу в Канзасе и С. Форбс (см., например, Forbes, 1895) в Иллинойсе, особенно много сделали для организации бесплатного распределения тысяч пакетиков со спорами гриба местным фермерам, которые рассеивали эти споры по полям. Подобные же программы были осуществлены и в других штатах, но результаты во всех случаях оказались неоднозначными, так что эти программы были оставлены. Искусственное распространение гриба не привело к повышению встречаемости и увеличению эффективности заболевания. И все же эта программа способствовала популяризации идеи о том, что микробные патогены, подобно паразитоидам и хищникам, в принципе могут быть использованы для подавления опасных насекомых-вредителей. Согласно Штейнхаузу (Steinhaus, 1956), период максимального увлечения исследователей методом борьбы с вредными насекомыми путем их заражения приходится примерно на 1900 г., затем энтузиазм и активность продержались еще более 30 лет, пока не уступили временно место скептицизму и разочарованию.

Бурное развитие биологического метода шло не только в Калифорнии. Например, в 1893 г. гавайское правительство поручило Альберту Кёбеле продолжать на Гавайских островах ту работу, которую он провел в Калифорнии. Еще до того Кёбеле завез на Гавайи родолию, где она использовалась с большим

успехом. Вторжение на гавайские плантации сахарного тростника в 1900 г. австралийской цикадки *Perkinsiella saccharacida* Kirkaldy послужило причиной создания отдела энтомологии Гавайской ассоциации возделывателей сахарного тростника (Timberlake, 1927). Руководил им Р. Перкинс, а в число его сотрудников входил Кёбеле. Сотрудники этого отдела успешно осуществили большое число программ по биологической борьбе с насекомыми-вредителями, и поэтому ранняя история прикладной энтомологии на Гавайях — это практически история их работы. Вред, приносимый цикадкой, постепенно удалось полностью устранить после интродукции ряда полезных насекомых, начиная с яйцевых паразитоидов из Австралии и завершая ввозом в 1920 г. хищного клопа-слепняка *Cyrtorhinus mundulus* (Breddin). Принципы, выработанные в этой и в других успешных программах, проведенных на Гавайских островах Ассоциацией возделывателей сахарного тростника и правительством, а также накопленный опыт оказались очень ценными для развития практики биологического подавления вредных насекомых.

В Италии в начале нашего века разработку биологических методов борьбы проводили два выдающихся энтомолога, А. Берлезе и Ф. Сильвестри (Howard, 1930). Их усилия могли бы дать больший результат, если бы между ними не возникло серьезных разногласий по вопросу о том, интродуцировать ли один или несколько видов полезных насекомых, а также о том, какие виды лучше использовать — паразитов или хищников. Берлезе начал в высшей степени успешную программу биологической борьбы в 1906 г., когда он ввез в Италию для борьбы с причинявшей много вреда шелковице щитовкой *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni — Tozetti) паразитоида *Prospaltella berlesei* (Howard), получив его от Л. Говарда из США. Подобно родолии, этот паразитоид с успехом был использован позже против своего хозяина в других странах по всему миру (DeBach, 1964b).

Под эгидой Министерства сельского хозяйства в этот ранний период в США были проведены и другие достойные упоминания попытки биологического подавления вредителей. Одной из самых широких была кампания по борьбе с непарным шелкопрядом, в ходе которой удалось развить некоторые основные экологические принципы, получить немало новой информации о биологии и таксономии насекомых-энтомофагов и, что еще более важно, выдвинуть из группы исследователей руководителей и пропагандистов метода биологической борьбы (Hagen, Franz, 1973). Полезных насекомых из Японии и Европы для борьбы с непарным шелкопрядом *Porthetria dispar* (L.) ввозили с 1905 г. по 1914 г., а затем в 1922—1923 гг. Из 40 выпущенных видов смогли акклиматизироваться 9 паразитоидов и 2 хищника (Clausen, 1956). Главными организаторами программы были Говард и Фиске

(Howard, Fiske, 1911). Большой вклад в эту работу, а затем и во всю область биологического подавления насекомых-вредителей внесли тогда А. Берджес, Г. Смит, П. Тимберлейк, К. Таунсенд и У. Томпсон. Очень хорошие результаты программы по борьбе с непарным шелкопрядом были получены и в Канаде (Baird, 1956). Другая важная программа, проводившаяся в США в то время, — это программа по борьбе со златогузкой *Nygmia phaeorrhoea* (Donovan), которая распространилась из Новой Англии в восточную Канаду в 1909—1911 гг. В результате сотрудничества Л. Говарда с К. Хьюиттом, главным энтомологом Канады, удалось организовать помощь и поставить оборудование для сбора и разведения паразитоидов и хищников златогузки для интродукции в Канаду. В программе участвовали и другие выдающиеся канадские энтомологи — Л. Мак-Лейн, Дж. Тосилл, Дж. Сандерс, А. Берд и Ф. Мак-Кензи. Вскоре на базе университета провинции Нью-Брунсвик была создана первая в Канаде скромная лаборатория по биологической борьбе, а к 1916 г., когда ввоз прекратился, в стране прижились три важных паразитоида, что дало методу солидную основу для развития.

В 1919 г. под руководством Министерства сельского хозяйства в США начали проводить обширную программу ввоза другого полезного насекомого. Это произошло, когда в Массачусетсе был впервые обнаружен кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Baker et al., 1949). Во Франции была организована лаборатория, где работали Г. Паркер и У. Томпсон, и к 1940 г. в Америку было послано 23 млн. личинок для выращивания паразитоида; в 1927—1936 гг. еще 3 млн. личинок было получено из Японии. Из 24 видов паразитоидов, ввезенных в США, 6 акклиматизировались, но они регулировали популяции вредителя только частично. В 1923 г. канадцы снова попросили помощи энтомологического бюро Министерства сельского хозяйства США в их собственной программе подавления кукурузного мотылька, проводимой Бердом (Baird, 1956). Лаборатория биологических методов борьбы во Фредериктоне, провинция Нью-Брунсвик, прекратила работу в 1922 г., и новая лаборатория разместилась сначала в Сент-Томасе, провинция Онтарио, а позднее — в Чатэме и была затем постепенно расширена.

Другие важные программы интродукции, проведенные Министерством сельского хозяйства США в 20-х и 30-х годах, были направлены на подавление листового люцернового долгоносика *Hypera postica* (Gyllenhal) (Chamberlin, 1924), японского жука *Popilla japonica* Newman (Clausen, 1956) и уховертки *Forficula auricularia L.* (Clausen, 1956). Они свидетельствовали о сохранении интереса к биологическому подавлению вредителей. В 1934 г. был создан Отдел ввоза паразитоидов из других стран, он руководил изучением чужеземных естественных врагов насекомых-

вредителей и проверкой их через карантин при ввозе. Однако в середине 40-х годов, когда на смену биологическим методам борьбы пришло использование пестицидов, он был закрыт (Hagen, Franz, 1973).

В 1927 г. Британское имперское бюро энтомологии организовало лабораторию «Фарнэм-хаус» с целью расширения исследований и применения биологического подавления насекомых-вредителей в странах Британской империи (Baird, 1956). В том же году на конференции канадских энтомологов в Оттаве, где присутствовал Говард и другие влиятельные американские ученые, было выдвинуто предложение создать в Канаде центральную организацию по вопросам биологической борьбы. К 1929 г. такая организация, созданная на основе персонала и оборудования Чатэмской лаборатории, была основана в Белвилле и получила название «Паразитологическая лаборатория Канадского доминиона». Персонал, материальная часть и программы этой лаборатории быстро расширялись, и в 1933 г. в Канаде началась новая эра развития биологических методов борьбы. Под руководством Дж. Суэйна были предприняты широкие меры против сильной зараженности лесов на востоке Северной Америки общественным еловым пилильщиком *Diprion hercyniae* (Hartig). Эта программа проводилась в сотрудничестве с энтомологическим бюро США и лабораторией «Фарнэм-хаус» и привела вскоре к успеху, так как вредители были уничтожены с помощью специально завезенных паразитоидов и случайно завезенного вируса. В 1940 г. из-за второй мировой войны лаборатория «Фарнэм-хаус» была закрыта, а ее руководитель У Томпсон и весь персонал были размещены в Белвилле. Позже группа Томпсона была реорганизована в Институт биологической борьбы Содружества наций (Baird, 1956).

Из всего изложенного можно сделать неверный вывод, будто развитию биологического подавления насекомых способствовали только большие, богатые страны мира. Действительно, Калифорния и Гавайи, Министерство сельского хозяйства США и Канада были лидерами в быстром развитии этой отрасли с момента интродукции родолии вплоть до начала второй мировой войны, но для признания этого метода как полезного и жизнеспособного во всем мире немало сделали многие небольшие страны. Среди стран, наиболее активно применявших этот метод, можно назвать Фиджи, особенно потому, что здесь весьма квалифицированные энтомологи с успехом выполнили ряд хорошо организованных программ. С 1925 г. до середины 30-х годов благодаря усилиям Дж. Тотхилла, Р. Пэйна и Т. Тэйлора путем ввоза паразитоидов и хищников была подавлена деятельность вредителей кокосовой пальмы (Tothill et al., 1930; Taylor, 1935, 1937).

Таким образом, в истории энтомологии период с 1888 по 1940 г.

был временем осознания ценности метода биологического подавления вредных насекомых, временем многократных демонстраций метода во многих частях света, временем энтузиазма и быстрого расширения новой области науки и временем тесного сотрудничества между энтомологами разных стран и между странами с целью завершения предпринятых работ. Ничто не предвещало того, что вскоре появление нового яда почти уничтожит плоды достигнутого прогресса.

2.1.3. Средняя история (1940—1962 гг.)

В 1874 г. немецкий студент-химик Отмар Цейдлер синтезировал новое органическое вещество, которое призвано было сыграть большую роль в практике биологического подавления насекомых-вредителей, да и вообще в судьбе человечества. Это вещество начало свой путь от сравнительно малой известности до положения одного из наиболее знаменитых (или печально знаменитых) и спорных химикатов, применяемых в сельском хозяйстве только после того, как оно было заново открыто осенью 1939 г. Именно тогда доктор Пауль Мюллер, работавший в базельской лаборатории швейцарской химической компании «Гейги» открыл замечательные инсектицидные свойства этого вещества, известного теперь как ДДТ (West, Campbell, 1952).

Новый инсектицид нашел применение при подавлении вспышки численности колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) в Швейцарии, но в США и Великобританию он попал только в 1942 г., когда фирма «Гейги» обратила внимание правительств этих стран на его инсектицидные свойства. В это время Министерство сельского хозяйства США подыскивало заменитель для пиретрума и ротенона, естественных инсектицидов, импорт которых из-за войны сократился. Испытания, проведенные в конце 1942 г. на различных листогрызущих насекомых и вшах, паразитирующих на человеке, показали большую перспективность ДДТ.

Интересный анализ числа научных работ, опубликованных в разное время учеными Министерства сельского хозяйства США, проливает свет на трудности, возникшие из-за появления ДДТ, в биологическом направлении борьбы с вредителями (Sailer, 1972). В 1915 г. соотношение научных работ по биологическим методам и работ по инсектицидам составляло 1 1. В 1925 г. оно уменьшилось до 0,3 : 1, а в военные годы работы по инсектицидам стали преобладать в соотношении 6 : 1. Тенденция к расширению изучения и применения инсектицидов наметилась еще раньше, но появление ДДТ оказалось почти смертельным ударом для биологического направления. К 1946 г. указанное выше соотношение работ достигло 20 : 1.

ДДТ и открытые позже устойчивые органические инсектициды получили в это время широкое распространение, поскольку результаты их применения были вполне наглядными и успешными. В связи с этим на методы биологического контроля стали обращать гораздо меньше внимания. Многие полагали, что это направление уже бесперспективно и что с помощью токсичных химикатов можно уменьшить популяции вредителя, имея лишь поверхностное представление о его образе жизни и биологии. В начале второй мировой войны Министерство сельского хозяйства США имело около 40 энтомологов на полной ставке, занимающихся вопросами биологической борьбы, а к 1954 г. в пересчете на полные ставки этими проблемами занимались только 5 исследователей (Sailer, 1972).

Таким образом, с сороковых до шестидесятых годов основное внимание в стратегии подавления вредных насекомых уделялось использованию химикатов, но все же и в это время было выполнено несколько интересных и важных программ с применением биологических методов, и это показывает, что не все утратили веру в данное направление.

Обзор работ этого периода, проведенных в Европе и в СССР, сделан Францем (Franz, 1961b). Он содержит исследования по трем направлениям: использование микроорганизмов, насекомых-энтомофагов и птиц-энтомофагов. Определенные успехи в ограничении вреда, наносимого различными насекомыми, были достигнуты с помощью вирусов, простейших, бактерий и грибов. Особо следует отметить возрождение интереса к применению бактерии *Bacillus thuringiensis* Berliner, происшедшее одновременно в начале 50-х годов в Европе и Америке. Когда в конце 50-х годов началось промышленное производство этой бактерии, исследования с ее использованием привели к значительным достижениям (Hall, 1964). Существенно также, что в то время все больше уделялось внимания использованию микроорганизмов совместно с другими средствами подавления вредителей (например, химическими, физическими или агротехническими). В Европе в целом было меньше завезенных вредителей, чем на других континентах (Franz, 1961b), и потому европейские страны более активно экспортировали, чем импортировали полезных насекомых. Вместе с тем здесь с успехом были интродуцированы некоторые паразитоиды и хищники, действующие против вредителей цитрусовых и персиков, особенно на юге СССР. Европейские ученые, кроме того, накапливали опыт по использованию местных полезных организмов и поощрению их деятельности путем изменения условий среды; эту концепцию они широко приняли и активно пропагандировали. В эти годы были разработаны следующие важные методы: применение химических средств в такие периоды жизненных циклов полезных организмов, когда эти средства не

могут им повредить; перенос хищных беспозвоночных, например муравьев, в пределах одного материка; подготовка гнездовий для насекомоядных птиц. Другим важным событием была организация в 1952 г. под эгидой Международного союза биологических наук Международной комиссии по биологической борьбе (МКББ). МКББ недавно была реорганизована в Международную организацию по биологической борьбе (МОББ). Исходно эта организация состояла из 22 членов, включая правительственные учреждения, а также официальные и частные учреждения из 16 стран Центральной и Западной Европы и Средиземноморья[1]. Целью этой группы было содействие усилиям отдельных стран в биологическом подавлении вредителей и координирование этих усилий путем международной кооперации внутри указанного географического района. Идея состояла в том, чтобы компенсировать недостаток опыта или оборудования в каждой отдельной стране за счет совместных усилий всех стран-членов. Работа проводилась на добровольной основе и в организации не было платных служащих. МОББ начала выпускать журнал "Entomophaga", поставлять библиографическую информацию по насекомым-энтомофагам и обеспечивать их идентификацию. Уже одним своим существованием она свидетельствовала о возрождении в Европе интереса к биологическим методам подавления вредителей.

Тем временем в Канаде Ф. Берд проводил свои великолепные исследования случайно завезенной полиэдрической вирусной болезни общественного елового пилильщика *D. hercyniae*, которые послужили толчком к проведению в жизнь крупной программы по прикладной патологии насекомых в Канаде (Cameron, 1956). К 1950 г. в Солт-Сент-Мери была создана хорошо оборудованная лаборатория патологии насекомых, часть исследователей которой изучала болезни лесных насекомых, а другая — в сотрудничестве с Лабораторией паразитологии канадского доминиона в Белвилле — болезни сельскохозяйственных вредителей. Другое важное достижение канадских энтомологов того времени — предложение Уилкса (Wilkes, 1942) применять к массовому разведению паразитоидов принципы генетики, в результате чего возможно улучшение таких свойств, как плодовитость, жизнеспособность, продолжительность жизни, приспособленность к климату или местообитанию, в которых они будут выпущены. В 40-х и 50-х гг. в Канаде были осуществлены с различным успехом некоторые другие программы по биологической борьбе (McLeod et al., 1962). К 1955 г. Белвиллская лаборатория под руко-

---

[1] МОББ была организована в 1971 г.; в 1974 г. Советский Союз стал ее членом в лице трех организаций: Главного управления защиты растений МСХ СССР, Всесоюзного института защиты растений (г. Ленинград) и Всесоюзного научно-исследовательского института биологических методов защиты растений (г. Кишинев). — *Прим. ред.*

водством А. Уилкса стала одним из самых крупных центров таких исследований в мире. Вскоре она превратилась в Институт энтомологических исследований по биологической борьбе. Большинство тогдашних программ, которые проводили сотрудники института, заключалось в интродукции завезенных насекомых-паразитоидов против вредителей, обычно имевших также зарубежное происхождение. Институт Содружества наций по биологической борьбе (ИСНББ, бывшая лаборатория «Фарнэм-хаус») размещался с 1940 по 1946 г. в Белвилле, а затем с 1946 по 1961 г. — в Оттаве. Он выполнял на основе договоров бóльшую часть работы, необходимой для интродукции полезных видов в другие страны. Вместо У. Томпсона, подавшего в 1958 г. в отставку, директором ИСНББ стал Ф. Симмондс, а в 1961 г. руководящий центр организации был перенесен в Тринидад, Вест-Индия, где находится и сейчас.

В США в 40-е и 50-е годы интерес к биологическому подавлению вредных насекомых, поддерживаемый Министерством сельского хозяйства, сохранялся главным образом в Калифорнии и на Гавайях. Г. Смит оставался руководителем исследований в Калифорнии, пока в 1951 г. его не сменил К. Клаузен. В годы деятельности Смита и Клаузена были разработаны методы массового разведения хозяев и их естественных врагов, была основана лаборатория патологии насекомых и предприняты успешные программы по борьбе с рядом червецов, тлей и паутинных клещей; кроме того, были проведены работы по борьбе со зверобоем продырявленным (Hagen, Franz, 1973). Одна из крупнейших когда-либо организованных программ по биологическому подавлению вредителей была предпринята на Гавайях в конце 40-х годов против восточной фруктовой мухи *Dacus dorsalis* (разд. 2.3.3.2). В этот период сотрудничество между энтомологами из полудюжины различных учреждений дало свои плоды — был, наконец, достигнут значительный успех. Хотя кадров для таких работ не хватало, Министерством сельского хозяйства США были успешно проведены работы по биологическому подавлению ряда других вредителей, в том числе цитрусовой белокрылки (1948—1957), пятнистой люцерновой тли (1955—1957), люцернового долгоносика, вспышку размножения которого наблюдали на востоке США (с 1957 г. до настоящего времени), и червеца — вредителя злака хлорис (1959). В 1959 г. растущий интерес к заболеваниям насекомых вызвал появление в Нью-Йорке «Журнала патологии насекомых» ("Journal of Insect Pathology"), теперь выходящего под названием «Журнал патологии беспозвоночных» ("Journal of Invertebrate Pathology").

Однако кроме того, что в вышеперечисленных центрах продолжались исследования в области биологического подавления насекомых и зародились некоторые прогрессивные и новаторские

идеи, об этом периоде в истории биологических методов борьбы можно сказать мало положительного. Прошло немногим более десятилетия с начала применения стойких органических инсектицидов, и начали становиться очевидными некоторые непредусмотренные отрицательные побочные эффекты их использования (Ripper, 1956). Хотя с помощью токсичных химикатов при их «слепом» применении популяции вредителей легко сокращались, многие исследователи приходили к заключению, что эти яды действуют как мощный фактор отбора. Ни один инсектицид не обладает стопроцентной эффективностью, и после каждой обработки выживало хотя бы несколько вредных насекомых, которые затем давали следующее поколение, обладающее унаследованной от родителей пониженной чувствительностью к яду. Так развилась устойчивость к когда-то всемогущим химикатам. Например, до 1949 г. в долине Каньете (Перу) вредителей хлопчатника подавляли соединениями мышьяка или никотинсульфата (Smith, van den Bosch, 1967). Средний ежегодный урожай хлопка здесь составлял 526 кг с гектара, пока в 1949 г. вспышка размножения тлей и хлопковой совки не снизила его до 365 кг/га. Фермеры начали использовать хлорированные углеводороды, при этом популяции вредителей сильно уменьшились, но были уничтожены также полезные насекомые. Урожаи хлопка сначала почти удвоились, однако по мере того, как к новым инсектицидам развивалась устойчивость, один за другим они теряли эффективность, и к 1956 г. выращивание хлопка стало экономически невозможным. Другой побочный эффект, выявившийся в этом случае,— это полное уничтожение полезных насекомых инсектицидами широкого спектра действия. Во многих местах, где естественные факторы, сдерживавшие размер популяции потенциальных вредителей, внезапно были устранены, подобное уничтожение позволило вредителям, ранее не имевшим особого значения, стать серьезным бедствием (так называемое нарушение состава вредителей).

Большинство новых органических инсектицидов обладало достаточной стойкостью, что было полезным свойством, благодаря которому облегчалась борьба с насекомыми. Но химикаты оставались долгое время в среде после того, как их полезная роль уже была выполнена, концентрировались в живущих здесь растениях и животных и поступали в пищевой поток диких животных и человека. Помимо устойчивости и концентрирования в пищевых цепях вскоре выявились и другие проблемы: острая токсичность для не подлежащих уничтожению организмов — птиц, рыб, диких животных — и хроническое воздействие: канцерогенное, тератогенное или мутагенное.

Одна за другой эти различные проблемы, связанные с применением органических инсектицидов, попадали в поле зрения

ученых, обсуждались и дебатировались среди специалистов по сельскому хозяйству, промышленников, энтомологов и правительственных служащих. Но только в 1962 г., когда вышла в свет книга Рейчел Карсон «Безмолвная весна» (Carson, 1962), эти дискуссии приобрели эпический размах и о них узнала широкая публика.

2.1.4. Новая история (с 1962 г. до настоящего времени)

Действительное влияние книги «Безмолвная весна» на практику борьбы с вредителями оценить очень трудно, но одно теперь ясно: постепенно она заставила членов самых разных групп и слоев населения задуматься над вопросом, который они до тех пор принимали за бесспорный или вообще игнорировали — над вопросом подавления вредных насекомых — и обсуждать его, хотя часто с недостаточными для этого знаниями. Энтомологи и все непосредственно связанные с этим вопросом исследователи знали о возникающих трудностях с синтетическими инсектицидами уже около десяти лет, они были этим озабочены и уже начали искать другие методы борьбы, а также усиливать исследования паразитоидов, хищников и патогенов. Новое внимание широкой публики к вопросам охраны окружающей среды требовало ускорить и усилить поиски безопасных способов защиты здоровья, пищи и растительных волокон, столь необходимых всему человечеству. Биологическое подавление вредных насекомых было и остается одной из самых многообещающих областей, на которой надо концентрировать эти поиски.

Внезапно все, кроме нескольких твердокаменных сторонников химического метода, стали хотя бы на словах экологами. Научные сотрудники, практические работники в области борьбы с вредителями, садоводы-любители, члены фермерских ассоциаций начали задумываться о возможных последствиях применения химических пестицидов. Родилось представление об ущербе для окружающей среды. Каждый энтомолог старался найти какую-нибудь связь, пусть хотя бы натянутую, между своей научной темой и безопасными методами подавления вредителей. А те, кто сохранял все эти годы веру в биологическое подавление вредителей и интерес к нему, наблюдали с изумлением, может быть даже с оттенком какого-то горького удовлетворения, как все больше и больше людей начинали понимать то, что им было ясно все это время.

В последние годы появилось несколько богатых идеями книг, в которых авторы продолжают обсуждать значение применяемых в сельском хозяйстве химикатов в современном мире (Rudd, 1964; Graham, 1970; Smith, 1971; Whorton, 1974). В некоторых из них рассматривается также связь использования пестицидов с

разнообразными нехимическими методами (President's Science Advisory Committee, 1965; National Academy of Sciences, 1969a, 1972). Недавно появились также исторические очерки, посвященные методу биологической борьбы в целом и его отдельным аспектам (Johansen, 1957; Commonwealth Institute of Biological Control, 1971; Greathead, 1971; Rao, 1971; Rao et al., 1971; Sailer, 1972; Hagen, Franz, 1973; Mertins, Coppel, 1974). Все эти и многие другие работы указывают на огромный интерес, с недавних пор вызываемый теорией и практикой биологического подавления вредителей.

Две многонациональные организации, созданные для продвижения дела биологической борьбы, сегодня сильны как никогда. Из центра в Тринидаде, Вест-Индия, Ф. Симмондс руководит Институтом биологической борьбы Содружества наций (ИББСН). По всему свету разбросаны его полевые станции, где ведется сбор и разведение полезных организмов. Институт в основном финансируется странами — членами Британского содружества наций, но выполняет также договорные работы и для других стран. Действительная стоимость каждой предпринятой программы должна быть полностью покрыта страной, попросившей помощи ИББСН. Международная организация по биологической борьбе (МОББ) в 1971 г. была реорганизована, и сейчас в нее входят не только 16 стран Европы и Средиземноморья, как было вначале, но и многие граждане и организации почти всех крупных стран мира. Недавно созданы три региональные секции и будут организованы еще две: региональная Западно-Палеарктическая секция включает страны, входившие в МОББ с самого начала, региональная секция западного полушария, региональная секция Южной и Восточной Азии, региональная секция Тропической Африки и региональная секция стран Тихоокеанского бассейна[1]. МОББ остается самым важным каналом для обмена идеями и информацией по биологической борьбе во всем мире.

Под широкое определение биологического подавления вредных насекомых, принятое в этой книге, т. е. использование различных организмов или продуктов их жизнедеятельности для нанесения ущерба вредному насекомому, подпадают многие новые уникальные и перспективные методы. Мы рассмотрим их в последующих главах, и основное содержание книги составит обсуждение главных достижений в этой области в последнее время. Понимание необходимости дальнейшего изучения биологии и экологии вредных насекомых и их имеющихся в настоящее время и потенциальных естественных врагов привело к появле-

[1] В 1977 г. создана Восточно-Палеарктическая секция с руководящим центром в Москве. В ее составе в настоящее время Болгария, Венгрия, Германская Демократическая Республика, Польша, Румыния, Советский Союз, Чехословакия. — *Прим. ред.*

нию ряда новых методов: использования таблиц выживания и концепций агроэкосистемы, моделирования популяций и применения системного анализа в экологии. Они в свою очередь вызвали возникновение таких терминов, как регулируемая борьба с вредителем, биоэкологический контроль, интегрированный метод борьбы и системы рационального подавления вредителей. Используемые и изучаемые сейчас компоненты и приемы биологической борьбы включают паразитоидов, хищников, различные патогенные агенты, а кроме того, феромоны, аттрактанты и гормоны. Их изучение ведется с помощью создания устойчивости у хозяев, агротехнических методов, генетического метода и метода стерилизации, а также с помощью естественных и избирательных инсектицидов. Все эти компоненты и приемы нашли свое место в современной практике подавления вредителей и будут рассмотрены ниже.

И наконец, завершая изложение истории развития биологического подавления вредных насекомых, отметим тот факт, что мы стоим сейчас на пороге новых крупных достижений. В настоящее время проводится больше исследований, и они более широки и более разнообразны, чем когда-либо в прошлом. Каждый месяц появляются новые биологически обоснованные методы борьбы с вредителями, пригодные для отдельных конкретных случаев или с крайне широкими возможностями применения. Если на поиск подобных методов будет расходоваться столько же средств и сил, как на разработку химических инсектицидов, такие исторические обзоры, как наш, будут устаревать еще до публикации.

2.2. Динамика естественных популяций как основа биологического подавления вредных насекомых

Не требуются ни длительные исследования, ни большой опыт, чтобы увидеть некоторые основные характеристики популяций насекомых. Например, некоторые виды встречаются всегда в больших количествах (т. е. они обычны), а другие сравнительно редки. Понаблюдаем, например, за бабочками, порхающими среди цветов в любом пригороде над поросшими травой полями, садами и перелесками. В середине лета на Среднем Западе США среди них преобладают бабочки средних размеров *Colias philodice* Latreille; иногда пролетит крупная, оранжевая с черным данаида *Danaus plexippus* (L.), но очень редко здесь можно увидеть крупного черного парусника *Papilio polyxenes asterias* Stoll. Такое соотношение популяций сохраняется из года в год. Абсолютная численность одного или всех видов может меняться время от времени, но в общем *Colias* преобладает, *Danaus* гораздо менее многочисленна, а *Papilio* сравнительно редок. Чем вызва-

ны эти различия в размерах популяций? Являются ли плотности популяций, которые мы регистрируем, внутренне присущими каждому виду, или же они обусловлены воздействием какого-то внешнего фактора или нескольких факторов? Эти и другие вопросы очень давно волнуют и озадачивают экологов и энтомологов, им посвящена огромная литература, а между исследователями, пытавшимися ответить на них, происходит множество горячих споров и дискуссий.

2.2.1. Основные правила

Изучение динамики природных популяций имеет длинную историю, используемые при этом подходы — в основном наблюдение и построение гипотез. Любопытно, что среди самых ранних важных работ на эту тему — труды одного экономиста, в которых обсуждаются философские вопросы морали и истории человечества. Томас Мальтус (Malthus, 1798) был, видимо, первым, кто стал рассматривать способы, с помощью которых поддерживаются уровни популяций. Занявшись этим вопросом, он получил мировую известность благодаря созданной им так называемой мальтузианской теории. Он пришел к выводу, что «население, если его ничто не ограничивает, увеличивается в геометрической прогрессии, тогда как средства существования увеличиваются только в арифметической прогрессии... Это означает, что трудности добывания средств к существованию постоянно сильно ограничивают рост населения... Племя растений и племя животных сокращаются этим великим сдерживающим законом... Необходимость, этот всеобщий, всеохватывающий закон природы, сдерживает их в предписанных границах... Этот закон проявляется в бесполезной трате семян, в болезнях и преждевременной смерти. А среди человечества — в нищете и пороке».

Хотя Мальтус интересовался главным образом дальнейшей судьбой человечества, он не упустил случая провести некоторые параллели с факторами, ограничивающими развитие растительных и животных популяций. К 1859 г. идеи Мальтуса стали хорошо известны, и для Чарлза Дарвина они были одной из отправных точек в создании его теории, изложенной в «Происхождении видов» [1].

«Каждое существо, в течение своей жизни производящее несколько яиц или семян, неминуемо должно подвергаться истреблению в каком-нибудь возрасте своей жизни, в какое-нибудь время года или, наконец, в какие-нибудь случайные годы, иначе в силу начала размножения в геометрической прогрессии числен-

[1] Цитируется по изданию: Ч. Дарвин, Полное собрание сочинений, т. I, кн. 2, ГИЗ, М.—Л., 1926.

ность его достигла бы таких размеров, что ни одна страна в мире не могла бы прокормить или вместить его потомства. Отсюда, так как особей производится больше, чем может выжить, в каждом случае должна быть борьба или между особями одного и того же вида, или между особями различных видов, или с физическими условиями жизни. Это учение Мальтуса с еще большей силой применимо ко всему растительному и животному миру, так как здесь не может оказывать влияния ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака... Не существует ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что, не подвергайся оно истреблению, потомство одной пары покрыло бы всю землю... Вглядываясь в природу, мы никогда не должны упускать из виду изложенные выше соображения: мы не должны забывать, что каждое единичное органическое существо, можно сказать, напрягает все свои силы, чтобы увеличить свою численность; что каждое из них живет, только выдерживая борьбу в каком-нибудь возрасте своей жизни; что жестокое истребление неизменно обрушивается на старого и молодого, в каждом поколении с повторяющимися промежутками. Уменьшите препону, смягчите истребление, хотя бы в самых малых размерах, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров».

Обсуждая природу «препон», сдерживающих геометрический прирост, предсказываемый теорией, Дарвин далее пишет:

«Причины, сдерживающие естественное стремление каждого вида к размножению, крайне темны... Количество пищи, необходимое для каждого вида, конечно, определяет крайний предел его размножения, но очень часто средняя численность вида зависит не от добывания им пищи, а от того, что он служит пищей другим животным... Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, по-видимому, самые действенные из препон для размножения... Действие климата на первых порах может показаться совершенно независимым от борьбы за существование, но в силу того, что климат влияет главным образом на сокращение пищи, он вызывает самую жестокую борьбу между особями, все равно того же или различных видов, питающимися одной и той же пищей. Даже и в тех случаях, когда климатические условия, как, например, сильный холод, действуют непосредственно, всегда более страдают самые слабые особи или те, которые добыли зимой меньше пищи... Когда какой-нибудь вид благодаря особенно благоприятным обстоятельствам несоразмерно размножается в ограниченной области, очень часто обнаруживаются эпидемии... здесь мы имеем препону для размножения, независимую от борьбы за жизнь... Зависимость одного организма от другого, как,

например, паразита от его жертвы, обыкновенно связывает между собой существа, отстоящие далеко одно от другого на ступенях органической лестницы. То же можно сказать и об организмах, в строгом смысле борющихся за существование, как, например, в случае саранчи и травоядных четвероногих. Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между представителями одного и того же вида, так как они обитают в той же местности, нуждаются в той же пище и подвергаются тем же опасностям... На каждом виде, вероятно, отражается влияние самых разнородных препятствий, действующих в различные возрасты, в различные времена года или в различные года, и хотя одно из них или небольшое число окажется более могущественным, тем не менее средняя численность или даже существование вида будет зависеть от их совокупного действия».

Дарвина интересовал не столько контроль абсолютного размера животных популяций, осуществляемый благодаря конкуренции и «борьбе за существование», сколько другой результат этой борьбы — «естественный отбор или выживание наиболее приспособленного». Тем не менее в своем труде он перечислил и обсудил различные процессы, определяющие плотность популяций, и, сделав это, стал одним из первых биологов, которые занялись вопросами сравнительной роли конкуренции, хищничества и климатических факторов в этом случае. Как мы видели в разд. 2.1, некоторые намеки на роль отдельных факторов в общей смертности вредителей делались еще в XVIII в. Реомюром и Линнеем. Другие исследователи, особенно Кёллар, Фитч и Уэлш, в XIX в. рассматривали отдельные факторы смертности подробнее, а Дарвин изучал различные способы, которыми, как он полагал, сдерживается чрезмерный рост популяции. Но только в работе Говарда и Фиске (Howard, Fiske, 1911) по непарному шелкопряду был предложен четкий механизм функционирования различных факторов в регуляции популяций насекомых. За прошедшие с тех пор 65 лет основные идеи, предложенные Говардом и Фиске, частично были отвергнуты, а частично приняты, обсуждены и разработаны довольно детально. Выполнены исследования регуляторных процессов в популяциях многих животных и растений, но, по-видимому, самый важный вклад в эту работу сделали энтомологи, и особенно специалисты по биологическим методам борьбы.

2.2.2. Естественное регулирование: экологическая основа биологического подавления вредных насекомых

Выше мы говорили об относительной стабильности средних плотностей популяций трех видов бабочек: обычного, менее обычного и сравнительно редкого. В устойчивых местообитаниях

(т. е. таких, которые не подвержены катастрофическим изменениям из-за деятельности человека или сил стихии) такая стабильность характерна для всех живых организмов. И все же следует отметить, что плотность популяций никогда не бывает стабильной, на самом деле она постоянно меняется. На протяжении года особи, из которых состоит популяция, умирают от старости, гибнут от нехватки пищи, нападений хищников, от действия климатических факторов или от случайностей; вместе с тем происходит размножение, популяция пополняется новыми особями, имеют место также иммиграция и эмиграция. По-видимому, популяции могут быть в одно и то же время и стабильными и меняющимися в численности. Объясняя этот феномен, для наглядности часто приводят удачную аналогию (Smith, 1935; Doutt, 1972). Считается, что уровень моря постоянен и от него можно отмерять все другие высоты, и все же, как редко можно найти такой момент и такое место, где поверхность океана идеально ровна и неподвижна! «Уровень моря» — это некая средняя величина, рассчитанная за долгое время и на большом пространстве, около которой постоянно колеблется реальный уровень воды. Точно так же мы видим, что, хотя плотность популяции какого-то организма может постоянно меняться, ее величина имеет тенденцию колебаться около сравнительно неизменного среднего значения, которое, впрочем, при некоторых обстоятельствах тоже может изменяться.

В этом положении заложены основные компоненты концепции естественного регулирования. Естественное регулирование — это поддержание динамического равновесия в конкретных верхних и нижних пределах за какой-то период времени в результате действия сложной комбинации всех факторов внешней среды, воздействующих на популяцию. «Упругость» популяции, выражающаяся в возврате к характерной для нее средней плотности после периодов положительного или отрицательного отклонения особенно важна. Хотя на первый взгляд такая способность кажется странной, легко понять, что она необходима, иначе затянувшееся увеличение или уменьшение численности вида через некоторое время тяжело отразилось бы на нем. Это и есть так называемое «природное равновесие», о котором говорили еще во времена Линнея. Природное равновесие — результат естественных регуляторных процессов, идущих в окружающей среде; благодаря ему численность вида не падает до вымирания и не увеличивается до бесконечности. Возвращаясь к популяциям трех видов бабочек, заметим, что независимо от того, многочислен или малочислен вид, средняя характерная плотность его популяции в данном местообитании постоянна. В других местообитаниях плотность может быть выше или ниже, и если в данном местообитании некоторые условия изменятся, может измениться и

плотность, но в ненарушенной окружающей среде, если брать достаточно долгий срок, популяция всегда стабильна. Важность этого экологического принципа очевидна, поскольку без него живая природа перестала бы существовать.

2.2.3. Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых

Изучение численных изменений, происходящих в популяциях, разные авторы называют динамикой популяций, демологией или ларитмикой, но на самом деле это просто-напросто количественная экология популяций. Исследования динамики популяций заключаются не только в наблюдении и описании того, как размер популяции вида колеблется во времени и пространстве, но и в вычленении и выяснении процессов, вызывающих эти колебания. Первые экологи в основном посвящали свои исследования аутэкологии и влиянию среды на отдельные организмы. Постепенно по мере накопления фактов и усложнения концепций экологии, а также разработки биометрических методик внимание сместилось на синэкологию и количественную экологию популяций. Некоторые ранние экологи, работавшие в этом направлении, интересовались в основном математическим описанием изменений размеров популяций (Pearl, Reed, 1920; Thompson, 1922 a,b,c, 1924; Lotka, 1925; Pearl, 1925; Volterra, 1926; Chapman, 1931; Gause, 1934, 1935), и им мы обязаны теоретической и практической разработкой таких концепций, как логистический закон роста популяций, биотический потенциал и сопротивление среды. Они подробно изучали также взаимодействия двух видов в системе хищник — жертва. Ранние экологи отмечали, что правильные методы отбора проб позволяют оценивать плотность популяции или общую численность особей определенного вида насекомых на данной площади через небольшие отрезки времени. На основании получаемых при этом данных можно построить график, отражающий изменения численности со временем. Такой график называется кривой динамики популяций. Форма этой кривой может быть описана математически посредством трех переменных: рождаемости, смертности и (для случая конечных субпопуляций удобного размера) скорости передвижения особей в данную область и из нее (Clark et al., 1967). Таким образом, процессы, влияющие на скорость изменения каждой из упомянутых трех переменных, тоже ответственны за наблюдаемые изменения плотности популяции.

Процессы, ответственные за изменения численности насекомых, людей или других существ, многообразны, а их взаимодействия чрезвычайно сложны. Как мы уже отметили, из ранних авторов Мальтус и Дарвин перечислили несколько факторов,

влияющих на эти процессы (война, вступление в брак в более позднем возрасте, ограниченные пищевые ресурсы, болезни, конкуренция и т. д.), а в дальнейшем другими исследователями были найдены еще десятки таких факторов. Кларк и др. (Clark et al., 1967) выделяют только два основных элемента, от которых зависит скорость изменения трех переменных: особенности, присущие виду, и влияние внешней среды. На каждую из переменных связанные между собой факторы действуют по-разному. Так, рождаемость в популяции определяется главным образом присущими данному виду особенностями, а факторы среды влияют на нее лишь незначительно. Скорость расселения зависит более или менее одинаково и от характеристик данного вида, и от влияния среды; в результате совместного действия этих факторов на особей популяции некоторые особи эмигрируют, а некоторые остаются. Смертность зависит в основном от факторов внешней среды и в гораздо меньшей степени — от особенностей вида. Учитывая это, а также то, что мы заинтересованы главным образом в биологическом подавлении насекомых-вредителей, следует сделать вывод, что для нас наиболее интересны процессы, подпадающие под раздел «Влияние внешней среды». За исключением метода выпуска стерильных насекомых для подавления вредителя (см. разд. 4.3), при котором мы как раз можем изменять рождаемость в популяции насекомых, трудно представить себе, как можно было бы изменять в нашу пользу особенности вида-вредителя. Есть некоторые указания на то, что это может случаться естественно, например когда в результате увеличения плотности популяции насекомых фенотипические или генетические особенности этой популяции изменяются таким образом, что численность следующего поколения снижается по крайней мере локально (Pimentel, 1961, 1968; Hughes, 1963; Chitty, 1965; Klomp, 1966). Такое изменение может произойти и непрямым путем, когда под действием какого-либо избирательного по возрасту фактора смертности значительное количество самок удаляется из популяции до того, как они успеют дать потомство. Однако непосредственно воздействовать в нужную для нас сторону на факторы, определяющие плотность популяции насекомых, мы можем только в случае факторов внешней среды, особенно тех из них, от которых зависит смертность.

Говард и Фиске (Howard, Fiske, 1911) первыми предложили механизм, который включал все известные им факторы смертности, отвечающие за популяционную регуляцию насекомых. В своем классическом исследовании непарного шелкопряда и златогузки *N. phaeorrhoea* (Donovan) Говард и Фиске выделили три типа факторов смертности: 1) факультативные факторы, уничтожающие по мере повышения численности все большую и большую часть популяции, 2) катастрофические факторы,

эффект которых совершенно не зависит от редкости или обилия вида, и 3) факторы, в том числе птицы и другие хищники, действующие противоположно факультативным факторам; они обеспечивают уничтожение определенного числа особей каждый год, независимо от общей численности (хищники потребляют их в необходимом для себя количестве). Сейчас для концепций, впервые сформулированных Говардом и Фиске, широко приняты термины, предложенные Смитом (Smith, 1935), поскольку эти термины более наглядно отражают данные процессы. Факультативные факторы называют зависящими от плотности, а катастрофические — не зависящими от плотности. Третью категорию факторов обычно называют сейчас обратно зависящими от плотности, и, как принято считать, такие факторы мало влияют на определение средней плотности популяции (Smith, 1935).

Раннюю школу математически ориентированных исследователей динамики популяций (Пирл, его последователи и другие) сменила и дополнила другая группа экологов, которая пыталась разъяснить, усовершенствовать и расширить предложенные теории и математические модели, изучая естественные популяции (Thompson, 1930, 1939; Uvarov, 1931; Nicholson, 1933, 1954, 1958; Nicholson, Bailey, 1935; Smith, 1935, 1939; Solomon, 1949, 1957; Andrewartha, Birch, 1954; Milne, 1957). Многие из них были энтомологами. Исследования и труды этих и многих других экологов популяций привели к оживленным, временами горячим дебатам об относительной важности различных регуляторных механизмов, участвующих в установлении обилия живых существ. Центральным в этих спорах был вопрос, управляются ли уровни популяций не зависящими от плотности факторами, такими, как климатические, как считали Томпсон, Уваров и Андреуорта и Берч, или же зависящими от плотности, такими, как конкуренция, действие паразитоидов, хищников и инфекционных болезней, как считали Мальтус, Говард и Фиске, Никольсон и Смит. По сути дела, все они, разумеется, изучали и оценивали одни и те же биологические процессы, а теории и модели, предлагавшиеся ими, были лишь разными способами описания того, что каждый из них наблюдал. К сожалению, наблюдения были иногда неполными или неверными, описания окрашивались личным пристрастием или на них влияли собственные интересы и точка зрения. Возникали терминологические проблемы, проблемы определения используемых слов. Некоторые авторы делали ударение на одном аспекте проблемы, другие — на другом, третьи пытались занять беспристрастную позицию и рассмотреть проблему в целом. И разумеется, каждый иследователь часто основывал свои выводы на наблюдениях популяций, отличных от тех, с которыми работал другой, а ведь, возможно, в некоторых популяциях отдельные аспекты видны четче, чем в других. Боль-

шое разнообразие теорий, несомненно, отражает крайне сложную природу взаимодействия процессов, которые должны охватываться данными теориями. Некоторые теории полезнее и более приемлемы, чем другие, но все они ценны тем, что конструктивно стимулируют мысль исследователя.

Сравнительно недавно появилось несколько более или менее подробных работ, касающихся динамики популяции насекомых, в которых делаются попытки рассмотреть весь предмет в перспективе, особенно в связи с подавлением вредителей (Huffaker, Messenger, 1964a, b; Clark et al., 1967; Southwood, 1968; National Academy of Sciences, 1969a; den Boer, Gradwell, 1971; McLaren, 1971; Bartlett, Hiorns, 1973; Varley et al., 1974). Из этих работ вытекают два вывода. Во-первых, как и ранее, подчеркивается сложность взаимодействующих процессов, ответственных за численность насекомых, но даже при достаточной сложности благодаря использованию моделей популяций и машинному анализу изучение этих процессов вполне реально. Во-вторых, сейчас теоретики склонны считать, что плотность популяций в природе определяется не каким-то одним, а совокупностью различных компонентов механизма. Они полагают, что не следует преувеличивать роль отдельных элементов, по-видимому, каждый из них имеет значение в той или иной ситуации. Эти компоненты делят на две группы: особенности вида, на которые мы мало можем влиять, и факторы внешней среды, которые человек может изменить в ущерб вредному насекомому. Факторы смертности, относящиеся к факторам внешней среды, делятся для удобства на две группы: силы, не зависящие от плотности,—это в основном капризы погоды и климата — и силы, зависящие от плотности, часто обусловленные действием паразитоидов, хищников, инфекционных болезней или конкуренции за ограниченный запас пищи или ограниченное пространство. Здесь опять можно видеть, что для подавления популяций вредителя в настоящее время мы вряд ли способны влиять на физические (абиотические) факторы, например погоду или климат (впрочем, см. разд. 4.2, где говорится о возможности изменений микроклимата путем воздействия на внешнюю среду, и разд. 4.1, где говорится об использовании устойчивости хозяина в среде вредителя). Наконец, среди элементов, ответственных за природное равновесие, есть и факторы смертности, зависящие от плотности. В эту группу входят в основном биотические факторы, и к ним мы чаще всего обращаемся, когда ищем естественные регуляторные факторы, которые можно использовать для подавления популяций вредителя.

Прежде чем обсуждать использование в подавлении вредителей биотических факторов, кратко рассмотрим современные представления о естественном регуляторном механизме. Следует отметить, что из-за большого разнообразия жизни в целом и на-

секомых в частности невозможно составить даже в виде программы для ЭВМ какое-либо единое общее математическое выражение, которое правильно бы описывало каждую ситуацию в изучаемой нами популяции. И все же из споров вышеупомянутых экологов и выдвинутых ими идей сложилась некоторая обобщенная, выражаемая словами концепция. В соответствии с этой концепцией все элементы естественного регулирования считаются в зависимости от обстоятельств по-своему важными и каждый из них может служить компасом в исследовании любой конкретной популяции. Всестороннее обсуждение этого положения можно найти у Кларка и сотр. (Clark et al., 1967) и Хаффейкера и сотр. (Huffaker et al., 1971), а на них в свою очередь особенно сильно повлияли идеи Никольсона и Смита.

Как принято формулировать в настоящее время, механизм естественного регулирования — это сложный процесс, на одно из звеньев которого обязательно действует по крайней мере один фактор, зависящий от плотности. Как правило, к необходимым элементам, участвующим во взаимодействии популяции со своей средой, относят три обширных класса компонентов: 1) особенности, присущие популяции, 2) так называемые «формирующие силы», или формирующее воздействие среды, которые в основном не зависят от плотности, но обеспечивают тесные рамки потенциальной емкости среды для данной популяции, и 3) зависящий от плотности управляющий и стабилизирующий механизм, по принципу работы напоминающий механизм обратной связи в кибернетике; он регулирует размер популяции в зависимости от особенностей вида и от рамок среды. Зависящий от плотности регулирующий механизм в некоторых случаях можно идентифицировать как ключевой фактор, который несет основную ответственность за определение размера популяции (Huffaker, 1957; Morris, 1959), в других случаях он может представлять собой комплекс нескольких факторов, действующих в разное время, но одинаково приводящих к общей стабилизации численности (Huffaker et al., 1971). Если стабилизирующий механизм состоит только из одного ключевого фактора, то другие зависящие от плотности (но не участвующие в регуляции) факторы, воздействующие на популяцию, вполне можно рассматривать как внутренние компоненты формирующего воздействия среды (Clark et al., 1967).

По-видимому, численность большинства природных популяций стабилизируется или регулируется на уровне какой-то средней характерной плотности таким управляющим механизмом, который действует большую часть времени. Так, у рассматриваемых нами трех видов бабочек можно выделить характерные аддитивные особенности поведения, размножения и миграции, которые позволяют популяциям выживать и увеличивать числен-

ность. У каждого из видов эти аддитивные процессы регулируются и приводятся в равновесие благодаря отрицательному воздействию сил данной среды (например, плохой погоды, недостатка пищи или убежищ). Наконец, каждый вид подвержен одному или нескольким регуляторным отрицательно действующим процессам (например, воздействию паразитоидов, хищников или инфекционных болезней), за счет более сильного или более слабого (в зависимости от плотности) действия которых плотность популяции снижается до сравнительно стабильного характерного уровня, наблюдаемого нами. Плотность популяции некоторых видов, например саранчи (Andrewartha, Birch, 1954), может длительное время значительно колебаться, что, видимо, связано с крайней вариабельностью некоторых важных факторов среды, например погодных условий или непрямого воздействия последних на доступные ресурсы среды. Но, хотя в данном случае отсутствуют зависящие от плотности стабилизирующие процессы, происходящие в стабильных местообитаниях большинства видов при гораздо более низких плотностях, даже эти виды подвержены регуляции численности в их изменчивых местообитаниях за счет связанных с плотностью ограничений (например, внутривидовой конкуренции и массовой миграции).

2.2.4. Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология

Для подавляющего большинства насекомых в природе характерны такие плотности популяций, которые не позволяют отнести их к вредителям. В самом деле, по оценке Де Баха (DeBach, 1974), вредителями можно считать всего 1% видов насекомых, живущих в Северной Америке. Благодаря процессам естественного регулирования плотность популяций остальных 99% видов снижается до безвредного уровня. Возможны 4 пути появления вредных видов: 1) проникновение вида, часто благодаря деятельности человека, в не заселенные им до того области; 2) эволюционные изменения в свойствах ранее безвредного вида, приводящие его к столкновению с интересами человека; 3) изменения деятельности человека, сталкивающие его с видом, ранее для него безразличным, и 4) увеличение численности вида, который до того лишь незначительно мешал деятельности человека, так как численность его популяций была низкой (Clark et al., 1967). Увеличение плотности обычно случается либо из-за того, что ранее ограниченные ресурсы становятся более доступными, либо из-за того, что процессы, ранее сдерживавшие полную реализацию репродуктивного потенциала вида, становятся менее эффективными, либо из-за комбинации двух этих изменений. Если не принимать во внимание эволюционные изменения (п. 2), то можно ска-

зать, что вид обычно приобретает статус вредителя из-за экологических изменений, связанных с взаимодействием людей, видов-вредителей и среды, общей для них. Как считают Кларк и сотр. (Clark et al., 1967), «возможности борьбы с вредителями по существу ограничены способностью человека использовать потенциально полезные экологические взаимоотношения. У него нет надежды избежать взаимодействий с вредителями, но он может стремиться свести к минимуму их последствия для своего хозяйства, изменяя образ жизни участвующих в этих взаимодействиях видов. Таким образом, для целей контроля проблему вредителей лучше всего рассматривать как задачу, решение которой в идеале сводится к стабилизации численности жизненных форм, участвующих в этих взаимоотношениях на уровнях, где обеспечивается наименьший возможный ущерб в данных экономических условиях». Другими словами, когда из-за экологических изменений возникают новые вредители, логичной реакцией человека должно быть противодействующее изменение внешней среды, направленное на постоянное подавление численности вредителей или их экономического эффекта, или и того, и другого.

Все биологическое подавление вредителей покоится на представлении, что плотность многих видов-вредителей можно уменьшить изменением подходящих биологических или экологических процессов, направленным на ухудшение условий существования вредителей. Эти изменения могут касаться особенностей вида, ограничивающих факторов внешней среды или зависящих от плотности управляющих процессов. В случае классических методов биологической борьбы теория естественного регулирования, которую мы только что обсудили, прилагается к практике следующим образом: в окружающую среду вредителя вводят агенты, участвующие в зависящих от плотности регуляторных процессах, или же поощряют деятельность уже имеющихся таких агентов. К этим агентам обычно относятся паразитоиды, болезнетворные организмы или хищники различных типов. Если выбор сделан правильно, то плотность вредителя может быть понижена до уровня, на котором он уже не является вредителем. Пользуясь терминологией теории естественного регулирования, характерная средняя плотность или положение равновесия популяции сдвигается с точки, на которой деятельность вида сталкивается с интересами человека, на такую, при которой эффект этой деятельности ничтожно мал. Это достигается внесением естественного врага вредителя, способного регулировать плотность популяции вблизи нового положения равновесия, действуя зависящим от плотности образом.

При иных методах биологического подавления насекомых-вредителей цель может достигаться вмешательством в другие процессы. Например, с помощью генетических приемов можно

подавить характерные для вида репродуктивные и поведенческие функции, а также функции развития (разд. 4.3); к такому же результату приводит применение гормонов и феромонов (разд. 4.4). Агротехническими мероприятиями (разд. 4.2), введением конкурентов (разд. 4.3.3) или устойчивого хозяина (разд. 4.1) можно соответственным образом изменить не зависящие от плотности факторы среды до такой степени, что потенциальная емкость среды, а с ней и средняя плотность популяции вредителя падают.

Накопление знаний, касающихся механизма динамики популяций, а также развитие разных способов приложения этих знаний к подавлению вредителей можно только приветствовать. Но как мы определим, какую стратегию применить к определенному виду в конкретной ситуации? Вопрос о том, когда вредоносность вида начинает требовать применения подавляющих мер, тесно связан с вопросом о наилучшей стратегии: ответ на оба вопроса, мы считаем, можно найти в призыве «знай свое насекомое». Приложение наших знаний в количественной экологии и динамике популяций к практике биологического подавления насекомых-вредителей требует большего внимания к этому лозунгу, чем требовалось когда-либо для применения любых соответствующих химических методов подавления. В этой книге мы еще не раз подчеркнем необходимость более полного знания насекомого-мишени во всех его аспектах.

Для получения информации о насекомых энтомологи применяют несколько различных подходов. Существуют методы описания, наблюдения и экспериментальный метод; при этом проводят таксономические, морфологические, гистологические, генетические, физиологические и различные биологические исследования. Все эти подходы вносят свой вклад в сокровищницу знаний, из которой мы можем в любой момент получить необходимую помощь для применения биологических методов подавления вредителей. В прикладной количественной экологии популяций, возможно, самый важный подход к сбору данных о вредных насекомых — составление таблиц выживания (Morris, Miller, 1954; Harcourt, 1969; Varley et al., 1974). При исследовании динамики популяций изучают меняющиеся плотности насекомых во времени и пространстве, и процессы, вызывающие эти изменения, а таблицы выживания представляют собой способ выражения этих наблюдений упорядоченным образом, исходя из распределения смертности и ее причин по возрастам. Таблицы выживания исходно применялись для изучения демографии людей, особенно компаниями страхования жизни, которых интересовала выживаемость по различным возрастам (или, если хотите, обратный показатель — процент смертности). Эти таблицы оказались очень полезными и при изучении динамики популяций насекомых,

особенно моновольтинных видов, для которых гораздо легче получить данные по возрастным группам, чем для поливольтинных видов.

Чтобы составить таблицу выживания, необходимо измерить с помощью проб одинакового размера число особей каждой стадии в данной популяции и все существующие здесь факторы смертности. При отборе проб на протяжении нескольких поколений в нескольких различных районах составляют раздельные таблицы выживания, но можно собрать полученные данные в одну таблицу. Здесь очень важен выбор и разработка подходящих обоснованных методик для сбора данных по пробам, и не меньшее внимание следует обратить на измерение независимых переменных — погоды, естественных врагов и т. д. — наряду с зависимой от них переменной — плотностью популяции вредителя (Morris, 1955, 1960). Собранные данные организуются с соблюдением некоторых общепринятых правил (Morris, Miller, 1954) в таблицу выживания (табл. 1), в которой представлены начальная плотность и выживаемость на каждой стадии развития и факторы смертности каждой стадии, а также указан их сравнительный эффект. Если важными факторами смертности являются паразитоиды или хищники, то можно составить частично перекрывающиеся между собой таблицы выживания и для каждого из них.

Таблица выживания — простой и эффективный способ уменьшить объем большого количества данных и представить их в удобной для анализа форме. Из накопленной информации сразу выявляются некоторые данные, полезные непосредственно для практики, например даты появления и продолжительность имеющих экономическое значение стадий, а возможно, и корреляция между плотностью вредителя и уровнем повреждения урожая (экономический порог); они могут быть использованы фермерами, когда перед ними встанет вопрос о необходимости и расписании применения инсектицидов или других мер. Экономический порог — это понятие, помогающее решить, когда плотность популяции вредителя дошла до уровня, при котором необходимо принять меры к подавлению вредителя, чтобы предотвратить экономический ущерб. Например, анализ обратной связи между данными о популяции вредителя, полученными по пробам, и данными о нанесенном ущербе может показать, что присутствие 10 или меньшего количества вредных насекомых в пробе данного размера вызовет уменьшение собранного урожая на порядок меньше того ущерба, который можно перенести без значительных экономических потерь (Beirne, 1967; Johansen, 1971). В этом случае превентивную химическую обработку можно не проводить. Согласно другому определению экономического порога (Edwards, Heath, 1964), решение надо принимать на основании того,

Таблица 1

Таблица выживания волнянки *Dasychira plagiata* (Walker)[1], поколение 1967—68 гг.

Возраст или стадия (x)	Количество в начале стадии[2] (lx)	Фактор смертности (dxF)	Количество погибших (dx)	Погибшие на данной стадии, %(100 qx)
Яйца	215	Паразитоиды	72,25	35
		Стерильность	17,20	8
		Хищники	8,60	4
		Другие	19,35	9
		Всего	120,40	56
Личинка первого возраста	94,60	Рассеяние и другие	9,46	10
Личинка второго возраста	85,14	Паразитоиды	16,18	19
		Грибы	19,58	23
		Иссушение	3,40	4
		Другие	4,26	5
		Всего	43,42	51
Личинка второго возраста	41,72	Рассеяние и др.	15,44	37
Личинки третьего-шестого возрастов	26,28	Паразитоиды	17,08	65
		Болезнь	0,79	3
		Другие	3,15	12
		Всего	21,02	80
Куколки	5,26	Паразитоиды	2,68	51
		Хищники	0,26	5
		Иссушение	0,16	3
		Другие	0,21	4
		Всего	3,31	63
Имаго	1,95	Смертность	0,37	19
Размножающиеся имаго (количество ♀♀x2)	1,58	Соотношение полов, 0,5♀	—	—
Поколение			213,42	99,26

Действительное количество яиц ·231 Ожидаемое количество яиц $= \frac{1,58}{2}$ 231 = 182,49

Индекс изменения популяции $= \frac{182,49}{215}$ 100 = 84,88%, т. е популяция уменьшается приблизительно на 15%.

[1] С некоторыми изменениями по Sreenivasam et al, 1972.
[2] В качестве исходной пробы взято среднее количество яиц на одну самку (средняя плодовитость).

будет ли потенциальный ущерб меньше или больше стоимости превентивных мер. Соображения о том, как определять экономический порог, можно найти у Хедли (Headley, 1972). Кларк и сотр. (Clark et al., 1967) обсуждают важный момент, часто упускаемый в таких определениях, — связь всего сообщества вредителей и их естественных врагов с экономическим ущербом, причиняемым одним из этих вредителей. В терминах теории динамики популяций цель подавления насекомых-вредителей заключается в поддержании равновесной плотности популяции вредителя на уровне ниже экономического порога плотности у видов, которые лишь изредка значительно превышают этот порог. Такая ситуация типична для вредителей леса, численность которых, как правило, стабильна довольно долго и находится на низком уровне, но иногда внезапно дает кратковременные пики. Особое внимание здесь уделяется таким изменениям, которые вызывают или предупреждают эти пики. У других видов, более типичных для сельскохозяйственных экосистем, плотность вредителя в норме поддерживается на равновесных уровнях выше экономического порога либо из-за большого размера популяций вредителя, либо из-за того, что порог очень низок и вредителями становятся даже редкие виды. В этом случае колебания численности популяций с практической точки зрения не имеют большого значения, и поэтому вполне достаточно уделить внимание лишь определению уровня средней характерной плотности (National Academy of Sciences, 1969a).

Из таблицы выживания можно извлечь много другой полезной информации. Благодаря улучшенному и углубленному пониманию динамики конкретной популяции, возникающему после изучения таблицы, появляется возможность выделить с помощью биометрических методов ту стадию, которая определяет варьирование плотности популяции внутри одного поколения или между разными поколениями, и найти факторы, ответственные за это варьирование. Процесс выявления фактора, наиболее тесно связанного с изменениями плотности популяции причинной связью, называется анализом ключевого фактора (Morris, 1959). Выявление ключевого фактора полезно при планировании стратегии борьбы с вредителем, поскольку после того, как фактор выявлен, он в принципе позволяет предсказывать дальнейшие тенденции развития популяции (а значит, оценивать наносимый ущерб), постоянно измеряя лишь одну независимую переменную (Morris, 1959, 1963b). Но применять методы предсказания следует с осторожностью, так как в биологии, как известно, события не всегда так точно следуют математическим расчетам, как это бывает, например, в физике, и ключевые факторы в разное время и в разных местах могут быть разными (Flanders, 1971; Varley et al., 1974). Еще одно преимущество работ, в которых составляются

таблицы выживания, — это накопление большого фактического материала, полезного при создании математических моделей популяции. Большое количество данных обычно лучше всего анализировать, разбивая их на группы, соответствующие разным периодам времени, и строя для них субмодели. Эти субмодели затем можно соединить последовательно в одну всеобъемлющую модель всего поколения (Watt, 1961; Morris, 1963а). Благодаря полноте информации, собранной в таблицах выживания, модели, опирающиеся на данные этих таблиц, оказываются более обобщающими, чем другие, основанные на менее полных данных. Модели должны быть, кроме того, реалистичными и точными, т. е. они должны соответствовать биологическим процессам, имитировать их и правильно предсказывать количественные изменения. Поскольку из-за повышения требований модели постепенно становятся все более сложными, включают механизмы обратной связи и других взаимодействий, в последнее время для их построений стали применять электронно-вычислительные машины. Главный сторонник применения ЭВМ в исследованиях по динамике популяций и в системном анализе — Кеннет Уатт из Калифорнийского университета в Дэвисе (Watt, 1966, 1968). Он определяет системный анализ как комплекс методов, используемых при изучении сложных биологических систем, которые рассматриваются в данном случае как системы с переплетающимися причинно-следственными связями. Наконец, данные, поставляемые исследованиями, в которых строятся таблицы выживания, могут быть использованы для изучения различных экологических процессов, например паразитизма, хищничества, внутривидовой конкуренции и влияния абиотических факторов — температуры или количества осадков (Clark et al., 1967). Разработка математических выражений, которые описывают и моделируют эти экологические процессы, позволит включить их в общую модель популяции, а это в свою очередь позволит усовершенствовать и модель, и математические выражения. Когда, наконец, построена работоспособная модель, на ней можно проводить имитационные исследования, добавляя и отнимая отдельные параметры, или увеличивая и уменьшая их значения и предсказывая, как эти изменения отразятся на плотности популяции. Этим способом можно, например, найти слабое звено в жизненном цикле вредителя и определить, на какой стадии введение естественного врага будет полезнее всего и каким должен быть этот враг. Или же можно изучить, как следует изменять ключевой фактор, уже присутствующий в окружающей среде, чтобы это изменение было наиболее эффективным.

Хотя моделирование популяций является мощным орудием биологического метода борьбы, все модели в конце концов лишь приближаются к реальности и могут давать более или менее

ценную информацию. В настоящее время нам требуется как можно более полное знание динамики популяций насекомых-вредителей (и не вредителей) за долгие периоды в полевых условиях как при низких, так и при высоких плотностях популяций. Независимо от того, насколько сложны применяемые методы математического анализа или ЭВМ, результат анализа не может быть лучше, чем анализируемые данные. Пусть читатель простит нам шутку: насколько нам известно, сейчас не существует уравнений или ЭВМ, которые сами были бы способны убивать насекомых; поэтому по-прежнему очень важно *знать свое насекомое.*

2.3. Интродукция полезных организмов: вопросы, концепции и методы

Мы рассмотрели историю развития различных идей и методов биологического подавления вредителей (разд. 2.1) и обсудили экологическую теорию, которая благодаря количественным исследованиям популяций питает эти идеи и методы (разд. 2.2). В данном разделе мы попытаемся выделить и кратко обсудить вопросы, часто возникающие при попытках осуществить программу биологического подавления какого-либо вредителя, а также некоторые концепции и принципы, которые могут применяться при рассмотрении этих вопросов.

Под принятое в этой книге определение биологического подавления вредителей подходит ряд различных методов и процедур, которые сходны в том, что их применение сопряжено с вмешательством человека в тот или иной биоэкологический процесс. В какой именно процесс должен вмешаться человек — это один из первых встающих перед нами вопросов, и от того, как мы на него ответим, вполне может зависеть успех или неудача разработанной нами программы. Если выбрать такой экологический процесс неверно, то все усилия окажутся напрасными. Вот почему наш выбор не может быть произвольным; он должен быть основан на солидных фактических данных и наблюдениях. Поэтому мы снова подчеркиваем, что необходимо как можно более полное знание насекомого-мишени и экосистемы, в которой оно обитает. Самая полная информация о вредителе, начиная с его правильного таксономического определения и далее, вплоть до изучения его биохимических особенностей, обещает наибольший успех в поисках слабого звена в том переплетении процессов и событий, из которых складывается жизнь этого вида. Именно на это звено должна быть направлена наша атака. Совсем не обязательно, что в этой системе будет одно слабое место и окажется одна-единственная стратегия его использования. На самом деле мо-

жет существовать ряд возможных стратегий и разумная комбинация двух или нескольких, вероятно, даст более удовлетворительные результаты, чем использование лишь одной из них.

Рассмотрение различных методов современного биологического подавления насекомых-вредителей показывает, что метод, известный как «классический биологический», имеет наиболее широкий общий потенциал для плодотворного использования в любой ситуации. Подавляющее большинство успешных программ, о которых сообщается в литературе, по своей природе относится именно к классическому методу. В отдельных случаях мощными орудиями оказываются и многие другие методы, но они не обладают такой универсальностью. Например, агротехнические методы и использование устойчивых к вредителю растений потенциально полезны во многих ситуациях, но их применение на практике либо еще только разрабатывается, либо служит лишь вспомогательной мерой. Феромоны, гормоны и антифиданты сейчас имеют еще более ограниченное применение, хотя их потенциальные возможности велики; то же можно сказать и об использовании генетических приемов. Поэтому в данной главе мы займемся главным образом принципами и концепциями, развитыми в связи с практикой классического биологического подавления вредителей — работой с паразитоидами, хищниками и патогенами. Это не значит, что классические методы биологической борьбы будут в любой ситуации самыми эффективными. Просто эти методы сейчас наиболее детально разработаны и изучены. На самом деле классическая практика интродукции чужеземных полезных организмов для подавления вредителей сама по себе полезна лишь в некоторых конкретных ситуациях. К счастью, такие ситуации широко распространены (National Academy of Sciences, 1969a). Интродукцию чужеземных естественных врагов можно проводить только, если 1) в экосистеме, включающей вредителя, существует свободная ниша (или ниши), которую интродуцированный вид может занять, или 2) если вид, занимающий эту нишу в данный момент, по своей природе является неэффективным регулятором вредителя и может быть вытеснен более эффективным интродуцированным регулятором. Первая ситуация обычно складывается с завезенными вредителями, а вторая встречается чаще всего с местными вредителями, но бывают и исключения.

Далее мы обсудим желательные качества полезного естественного врага, некоторые шаги, предпринимаемые при интродукции полезных организмов, и рассмотрим ряд основных экологических принципов, от которых во многом зависит успех или провал программ биологического подавления вредителей.

2.3.1. Желательные качества полезных организмов

Чтобы искать эффективные полезные организмы для использования в биологическом подавлении вредных насекомых, требуется заранее в какой-то степени представлять себе, что мы ищем. Считается, что нет верного способа заранее предсказать, какой вид преуспеет в подавлении вредителя, а какой потерпит неудачу (De Bach, 1964b, 1974). Окончательный ответ на этот вопрос можно дать только эмпирически. И все же можно попытаться применить просвещенный эмпиризм. Ищем ли мы новых естественных врагов для интродукции из удаленных мест, или анализируем уже имеющиеся виды с целью как-то увеличить их полезность, и в том и в другом случае мы должны знать, какие признаки вида обычно позволяют ему установить эффективные регуляторные взаимоотношения с вредителем. Некоторые из этих признаков можно выделить интуитивно в свете идей динамики популяций и естественного регулирования, другие были найдены только в результате опыта проведения программ биологической борьбы. Многие из признаков тесно связаны между собой, их трудно разделить, но все-таки мы попытаемся ниже охарактеризовать некоторые из них.

2.3.1.1. Экологическая совместимость

Выискивая чужеземные полезные организмы для ввоза с целью борьбы против местных или завезенных вредителей, обычно важно подбирать вид, по экологическим требованиям близкий к намеченному виду-мишени. Прежде всего необходимо точно определить вид вредителя, его происхождение, если он чужеземный, или географическое распространение, если он эндемичен. После этого поиски можно вести на родине вредителя или в других районах мира, где этот (или родственный ему) вид существует в сходной экологической ситуации. Именно этому принципу следовал Ч. Райли, когда он послал Альберта Кёбеле в Австралию, чтобы найти насекомых — врагов желобчатого червеца (Doutt, 1964). Этим же принципом руководствовались канадское правительство при ввозе из Европы паразитоидов для борьбы с зимней пяденицей *Operophtera brumata* (L.) (Graham, 1958b), и Гавайское министерство сельского хозяйства (H. K. Nakao, личное сообщение от 23.9.1975), когда доставило с Гуама хальциду *Ooencyrtus erionotae* Ferriére для борьбы с банановой блошкой *Frionota thrax* (L). Эффективность паразитоидов часто уменьшается, по крайней мере близ границ ареала хозяина, из-за чувствительности к холоду, высушиванию, жаре и т. д., поэтому важно особенно строго выбирать такой вид, который выдерживал бы эти условия наравне с хозяином. Различие в эколо-

гических реакциях может быть важным фактором, ограничивающим эффективность местных полезных видов, и не исключено, что для превращения их в успешные регуляторные агенты иногда необходимы какие-либо изменения условий среды. На люцерновых полях Калифорнии проведенное вовремя орошение повышает эффективность местных патогенных грибов, рост которых обычно ограничен низкой влажностью в местообитании сильнее, чем развитие их хозяина — пятнистой люцерновой тли *Therioaphis maculata* (Hall, Dunn, 1957).

2.3.1.2. Синхронизация во времени

Близким к понятию экологической совместимости, которое означает сведение полезных организмов в одном местообитании с их хозяевами, является понятие временно́й совместимости, т. е. возможность свести их в этом местообитании в одно и то же время. Польза от естественных врагов может значительно уменьшиться, если существуют такие области в пространстве или периоды во времени, где и когда хозяин может укрыться от нападения. Недостаточно, чтобы вредитель и его естественные враги оказались в одном и том же месте в одно и то же время; чтобы была возможна необходимая регуляция, должны быть синхронизированы их жизненные циклы. Следовательно, репродуктивная стадия яйцевого паразитоида должна быть активной в то время, когда в каждом поколении хозяина присутствуют яйца. Эффективность плохо синхронизированных энтомофагов иногда можно улучшить. Например, путем предоставления весенних популяций дополнительного хозяина можно увеличить полезность *Bracon mellitor* Say, самого важного в США паразитоида хлопкового долгоносика, поскольку паразитоид выходит из зимней диапаузы, когда еще мало особей хозяина-долгоносика (McGovern et al., 1975). Ранние дополнительные хозяева играют роль резервата для паразитоидов, которые позже нападут на появляющихся долгоносиков. Другой способ искусственно синхронизировать встречаемость паразитоида и хозяина — метод периодического наводняющего выпуска полезных насекомых.

2.3.1.3. Реакция на плотность хозяина

Как мы видели, процессы, ответственные за эффективную регуляцию популяций насекомых, зависят от их плотности (разд. 2.2). Следовательно, агенты биологической борьбы должны обладать быстрой положительной реакцией на плотность хозяина. Такие реакции могут быть двух типов: функциональные и численные (Solomon, 1949). Функциональная реакция — это увеличение внутри одного поколения паразитоида или хищника пове-

денческой активности особей при нападении на хозяев или на жертвы, ставшие более многочисленными. Численная реакция — это происходящий, как правило, на протяжении нескольких поколений рост репродуктивной активности энтомофага в ответ на увеличение плотности популяции хозяина. Хотя обычно считают, что для подавления вредителя полезна положительная реакция любого типа, одной, даже сильной, функциональной реакции, как правило, бывает недостаточно для регулирования плотности вредителя на протяжении многих поколений (Huffaker et al., 1971). Способность к быстрой и сильной численной реакции — очень важный признак агента, повышающего смертность вредителей, причем эта способность в свою очередь зависит от некоторых других факторов.

2.3.1.4. Репродуктивный потенциал

Один из важных факторов, от которых зависит характер реакции на плотность, — это высокая репродуктивная способность, которая обеспечивается либо коротким временем генерации, либо высокой плодовитостью, либо и тем и другим. Эта способность наиболее важна в начальный период интродукции энтомофага, когда численность вредителя по отношению к численности завезенных полезных насекомых очень высока, а также в более поздний период, если по какой-то причине популяция насекомого-вредителя не поддается влиянию установившихся процессов естественного регулирования. В таких нестабильных ситуациях благодаря высокой репродуктивной способности полезного вида сокращается латентный период, т. е. интервал времени до успешного восстановления равновесной плотности популяции вредителя ниже экономического порога вредоносности за счет быстрой численной реакции энтомофага. В большинстве случаев мы подыскиваем паразитоида или хищника, которому присуща более высокая потенциальная способность к размножению, чем у его жертвы или хозяина. Этот потенциал на практике может и не реализоваться, кроме, быть может, краткого периода после интродукции, в течение которого две популяции приходят в равновесие.

2.3.1.5. Способность к поиску

В перспективе эффект энтомофага в стабильной ситуации, характерной для случая успешного биологического подавления вредителя, в значительной степени зависит от способности энтомофага находить хозяина или жертву при низкой плотности популяции. Поэтому для интродукции более пригоден естественный враг, который может уничтожать вредителей, разбросанных друг от друга на большое расстояние, чем такой, который уничтожает

тот же процент вредителей, живущих скученно, на небольшом расстоянии друг от друга (Smith, 1939). Это положение подчеркивает тот факт, что самый многочисленный естественный враг вредителя не всегда играет наибольшую роль в регуляции его плотности. Часто встречающийся вид энтомофага может быть частью общего комплекса факторов смертности, вызывающих сильное и устойчивое снижение численности вредителя. После этого остается небольшая остаточная популяция вредителя с низкой плотностью, которая поддерживает воспроизводство вида в период подавления численности. В данном случае требуется полезный организм, способный успешно использовать эту популяцию с низкой плотностью и сокращать ее численность благодаря своему эффективному поисковому поведению. В идеале полезное насекомое должно обладать и высоким репродуктивным потенциалом, и хорошей поисковой способностью, но из-за низкой плотности вредителя репродуктивный потенциал редко используется полностью, и основной характеристикой становится высокая поисковая активность, поскольку именно благодаря ей поддерживается эта низкая плотность.

2.3.1.6. Способность к расселению

Способность интродуцированного полезного вида легко и быстро расширять свою сферу влияния в пространстве вплоть до занятия ареала хозяина тесно связана с его способностью к поиску и экологической приспособляемостью. В идеале желательно было бы сделать одну или несколько ограниченных интродукций полезного организма и предоставить ему возможность самому распространяться по всему ареалу его хозяина или жертвы. Если полезный вид способен к существованию в тех же климатических условиях, что и вредитель, если он активно ищет и находит все потенциальные местообитания вредителя и в какой-то период своего жизненного цикла способен передвигаться в среде, то он достигнет нужного нам распространения. Большинство эффективных агентов, используемых при биологическом подавлении, проявляет высокую способность к расселению. Например, после интродукции бракониды *Agathis pumila* (Ratzeburg) в Висконсин для борьбы с лиственничной чехлоноской *Coleophora laricella* (Hübner) паразитоид распространился по всему ареалу хозяина со средней скоростью свыше 46,7 км в год (Mertins, Coppel, 1974).

2.3.1.7 Специфичность к хозяину и совместимость с ним

Специфичность к хозяину — еще один признак, от которого зависит способность реагировать на изменения плотности популяции. Монофагия или незначительная степень олигофагии па-

разитоида (или даже хищника) указывает на высокую степень биологической приспособленности к хозяину и, по-видимому, на повышенную прямую и быструю реакцию на изменения плотности популяции хозяина-мишени. Виды-полифаги обычно менее прямо связаны с изменениями плотности отдельного вида, являющегося лишь одним из компонентов их рациона, и с меньшей вероятностью могут быть регуляторными агентами. Естественно, бóльшая часть случаев успешного биологического подавления насекомых-вредителей связана с использованием довольно специфичных к хозяевам энтомофагов (DeBach, 1974), и этот факт опять служит подтверждением тому, как важно знать в деталях вредителя и его врагов. Неправильно определенный вредитель, недостаточно изученная таксономия паразитоида или хищника могут явиться причиной неверного подбора врага, не обладающего нужной специфичностью, и, следовательно, неудачи при биологическом подавлении вредителя.

Специфичность к хозяину тесно связана с совместимостью или степенью биологической адаптации. Для монофагов характерна высокая степень адаптации к защитным механизмам своего хозяина (или жертвы), и поэтому все особи последнего практически им доступны. Однако отдельные особи хозяина могут избежать атаки появившегося врага, и тогда подавление популяции будет неполным. Подходящий хозяин может быть отделен от своего врага временем или пространством. Например, в случае яйцевого паразитоида с яйцекладом, недостаточно длинным для проникновения в более глубокие слои яйцекладки хозяина, не все яйца будут паразитированными. Незавершенность паразитизма может иметь место по чисто механической причине, если взрослый паразитоид окажется неспособным выйти из хозяина, убитого им. Например, если большое количество *Trichogramma* sp. развивается в яйце *Pachysphinx modesta* (Harris), то мелкие взрослые паразитоиды не могут выйти на свободу через толстый хорион (Flanders, 1935). Паразитизм, не завершенный по физиологической причине, может возникать из-за ненормально высокого процента смертности незрелых паразитоидов, как в случае *Habrolepis rouxi* Compere, паразитоида калифорнийской красной померанцевой щитовки *Aonidiella aurantii* (Maskell). Паразитоиды развиваются нормально в щитовках, кормящихся на юкке, но плохо развиваются в щитовках, кормящихся на саговой пальме (Smith, 1957).

2.3.1.8. Требования к пище и поведение

Требования к пище и поведение — другие важные факторы при выборе потенциально пригодного полезного организма. Наиболее полезен естественный враг, требующий только своего спе-

цифичного хозяина или жертву, для борьбы с которыми он выпущен. Но часто необходимо бывает обеспечить и наличие подходящих вспомогательных хозяев или источников нектара и пыльцы для питания взрослых паразитоидов. Такая необходимость может возникнуть в том случае, если местный энтомофаг без них оказывается неэффективным. Некоторые виды паразитоидов получают добавочный белок для своего питания, потребляя жидкости тела хозяев, на которых они нападают, и иногда убивая некоторых из них (Campinera, Lilly, 1975). Другие энтомофаги в периоды малой доступности хозяина или жертвы резорбируют собственные яйца (Flanders, 1942). Некоторым златоглазкам для начала успешного размножения требуется источник белка, например смесь пыльцы с медвяной росой или жертва (Tauber, Tauber, 1974). Обычно паразитоиды узнают уже зараженных хозяев и этим избегают перезаражения, что увеличивает их реальную плодовитость, так как репродуктивная способность распределяется на большее число хозяев. Например, *Telenomus sphingis* (Ashmead) продуцирует феромон для мечения хозяина, что уменьшает шансы на накопление в меченом яйце излишнего количества личинок паразитоида (Rabb, Bradley, 1970).

2.3.1.9. Сверхпаразитизм

К отрицательным факторам, которые следует учитывать при подборе агентов биологического регулирования, относятся сверхпаразитоиды, опасные болезни или хищники полезного организма. Сверхпаразитоиды — наиболее распространенный и важный из этих трех факторов; большинство полезных организмов перед выпуском тщательно проверяют в инсектарии во избежание заноса какого-либо вторичного паразитоида, который, возможно, имеется на особях, предназначенных для интродукции. Чтобы вид-энтомофаг полностью реализовал свой потенциал в борьбе против вида-мишени, он должен быть свободен от естественных врагов, так же как и насекомое-вредитель, которое стало вредителем именно потому, что было свободно от естественных врагов. Например, возможно, что посредственный по своей эффективности энтомофаг, на которого в его исходном биотопе нападают сверхпаразитоиды, в инсектарии освободится от таких ограничивающих факторов и в новой окружающей среде, где нет сверхпаразитоидов, станет важным агентом регуляции численности вредителя.

2.3.1.10. Пригодность к содержанию в культуре

Наконец, важным признаком при использовании вида-энтомофага для подавления вредителя является легкость, с которой его можно выращивать в больших количествах (Doutt, DeBach,

1964). Независимо от того, как много особей энтомофага можно собрать на его родине, ввозить их следует столько, сколько предполагается выпустить. Но часто в естественном местообитании желаемого вида имеется лишь небольшое количество особей, так как этот вид очень эффективно поддерживает низкий уровень плотности популяции хозяина или жертвы. В таких случаях завезенным особям создают условия для размножения в инсектарии, и, следовательно, вид должен быть пригодным для содержания в лабораторной культуре. Для отбора сверхпаразитоидов тоже иногда требуется продержать вид хотя бы одно поколение в культуре, а паразитоиды и хищники, которых предполагается использовать в программах наводняющего выпуска, должны быть неприхотливы и быстро увеличивать численность.

2.3.2. Этапы проведения программы биологической борьбы

Проведение в жизнь программы биологического подавления вредителя необходимо в том случае, когда деятельность популяции какого-то насекомого причиняет экономически значимый вред. Мы должны решить, какой курс следует дать программе, особенно в отношении полезных организмов. Прежде всего надо попытаться определить, является ли вредитель «настоящим» вредителем, или же он на самом деле имеет антропогенное происхождение и появился в результате применения инсектицидов или действия других агентов, нарушивших стабильность экосистемы. В случае настоящего вредителя мы должны начать немедленно планировать ввоз и выпуск естественных врагов, отсутствие которых в данном случае очевидно. Этот вопрос мы и обсудим ниже

В случае антропогенного вредителя естественные враги обычно присутствуют (или недавно присутствовали), но их эффективность сведена на нет или нарушена неразумной деятельностью человека. Если можно восстановить полезную деятельность уже присутствующих подавляющих агентов или улучшить ее посредством охранительных мер и приемов, обсуждаемых в разд. 4.2, нет необходимости во ввозе новых. В настоящее время следует соблюдать особую осторожность в использовании пестицидов. Можно устранить вред, нанесенный популяциям естественных врагов деятельностью человека, увеличивая их численность путем массового выпуска; важно также соответствующим образом при этом изменить разрушительную деятельность человека. Если же эту деятельность изменить невозможно, то не исключено, что все же удастся осуществить биологическое подавление: 1) периодическим выпуском подходящих полезных организмов, 2) таким изменением генетических свойств имеющихся естественных врагов, которое способствовало бы их новому расселению в экосистеме, или 3) подбором каких-то новых агентов, ввоз и выпуск ко-

торых позволит удовлетворительно регулировать численность вредителя в новой экосистеме. Таким образом, с антропогенными вредителями часто также можно бороться путем интродукции естественных врагов.

Настоящие вредители — это чаще всего чужеземные виды, акклиматизировавшиеся в данном месте без дополняющих их в норме естественных врагов, и от биологического метода в данном случае требуется подобрать комплекс естественных врагов, который смог бы регулировать плотность популяции вредителя на уровне ниже экономического порога вредоносности. Естественные враги чаще всего тоже имеют чужеземное происхождение, и регулирующая система, в которую они входят, как правило, представляет собой частично реконструированный комплекс врагов на родине вредителя. Возможны и другие варианты основной идеи географических перемещений чужеземных естественных врагов против чужеземных вредителей. Например, чужеземных естественных врагов, происходящих из экосистемы, сходной с той, где живет вредитель, и нападающих на хозяев или жертвы, экологически или таксономически близкие к виду-вредителю, можно использовать против местных антропогенных вредителей. Местные полезные организмы могут быть перенесены из одной части страны, где они активны и эффективны, в другую часть, где их нет. Или же, наконец, можно собрать эндемичных естественных врагов, размножить их в массовых количествах и выпустить методом наводнения для борьбы с местными вредителями.

После принятия решения об интродукции полезных организмов переходят к следующим этапам программы.

2.3.2.1. Точная идентификация вредителя

Как уже было сказано, идентификация вредителя — первый этап при попытке выяснить, необходимы ли какие-либо меры для защиты от повреждений, наносимых вредителем. В этот этап входит определение того, какой именно наносится вред, определение специфической причины этого вреда и точная таксономическая идентификация насекомого-вредителя. Распознать, имеет ли место экономический ущерб, который можно предотвратить, не всегда легко, если он причиняется постоянно и к нему уже привыкли. Когда не ведутся подробные наблюдения, этот ущерб может быть приписан какой-либо причине ошибочно, и в связи с этим будут предприняты не те меры, которые необходимы. Так, например, мы можем попытаться защитить какую-либо сельскохозяйственную культуру от потери листьев, вызываемой, как мы решили, несколькими хорошо заметными гусеницами, когда на самом деле вред причиняет гораздо более многочисленный вид с ночной активностью, днем скрывающийся под землей. Когда точ-

но выяснен виновник ущерба, ключ к дальнейшему успеху — точная таксономическая идентификация вредителя (Sabrosky, 1955; Rosen, DeBach, 1973). Узнав название вида, мы можем подобрать литературу об этом вредителе и найти уже имеющиеся сведения о нем. Кроме того, полезно исследовать возможности использования естественных врагов родственных вредителю видов.

2.3.2.2. Происхождение, географическое распространение и экологические требования

Когда вредитель точно идентифицирован, можно обратиться к литературе по прикладной энтомологии, чтобы найти там важную информацию о том, как перейти к биологическому подавлению. Есть большая вероятность, что против этого вида уже с успехом проводились программы в других странах, и тогда мы смогли бы применить те же приемы. Например, после того как родолия подавила желобчатого червеца в Калифорнии, она была использована с успехом почти везде, где этот червец вредил цитрусовым (DeBach, 1964b). Если же биологическое подавление интересующего нас вредителя до сих пор нигде не проводилось, то не исключено, что можно применить те же методики или тех же естественных врагов (или и то и другое), которые уже применялись к похожим или родственным вредителям. Наконец, не исключено, что мы удовлетворимся данными об известном до сих пор географическом распространении вредителя и сможем выяснить его вероятное место происхождения. Исследовав его ареал и экологию, мы будем иметь представление о возможностях распространения вредителя в нашем районе. Изучение того, в какой степени этот вид является вредителем у себя на родине, покажет, существуют ли там агенты естественного регулирования, которые могли бы подойти нам для интродукции против вредителя, неожиданно расширившего свой ареал.

2.3.2.3. Списки хозяев и их паразитоидов и другие фаунистические обзоры

Если, как это часто бывает, вид-мишень не является серьезным вредителем в районе своего происхождения, то, скорее всего, там существует хотя бы один вид естественного врага, который зависит от плотности хозяина и регулирует размер его популяций. Если же вид-мишень является вредителем и у себя на родине, то все же не исключено, что там удастся найти потенциально полезного агента, который при перенесении в новое местообитание, свободное от его собственных естественных врагов, сможет успешно поддерживать плотность популяции вредителя на низ-

ком уровне. В любом случае можно сэкономить массу предварительной полевой работы по поискам кандидата в подходящие энтомофаги, просмотрев литературу и разыскав работы по этому виду насекомых и его естественным врагам, ранее проведенные у него на родине. Если данный вид не изучался, то можно обратиться к спискам, каталогам или фаунистическим обзорам по данному району (такие обзоры существуют для многих областей), где часто удается найти хотя бы список болезней, паразитоидов или хищников, известных там. К сожалению, многие из этих каталогов разработаны исходя из названий энтомофагов, без системы перекрестных ссылок, позволяющей по названию хозяина найти его паразитоидов и хищников. «Каталог паразитов и хищников вредных насекомых», выпускавшийся под руководством У Томпсона (Thompson, 1943—1965) персоналом Института биологической борьбы Содружества наций, особенно полезен в этом отношении, так как он делится на четыре раздела: первый и третий позволяют найти паразитоидов по их хозяевам, а хищников по их жертвам соответственно, а второй и четвертый — найти хозяев по их паразитоидам и жертв по их хищникам соответственно. Каталог Томпсона — всего лишь список, составленный по источникам, относящимся к прикладной энтомологии, рефераты которых издавались в «Review of Applied Entomology» до 1937 г., но это прекрасное подспорье в поисках пригодных полезных организмов. Недавно Гертинг (Herting, 1972) составил продолжение каталога Томпсона, расширив его включением паразитоидов и хищников всех наземных членистоногих по материалам «Review of Applied Entomology» с 1938 по 1962 г.

2.3.2.4. Полевые исследования вида-мишени и полезных организмов

Завершив работу с литературой, мы с некоторой уверенностью способны ответить на вопросы: в каких районах мира можно найти вид-мишень, является ли этот вид вредителем в этих районах и какова его экология там, какие у него естественные враги? Не исключено, что для заполнения пробелов в приобретенных таким образом знаниях и для облегчения задачи сбора достаточного количества полезных организмов для пересылки понадобятся дополнительные полевые исследования. Предпринимая полевые исследования, мы можем также выбрать наиболее подходящие районы для сбора больших количеств паразитоидов или хищников, чтобы удобно было перевозить их от места сбора к месту отправления. Районы сбора обычно выбирают исходя из их климатического и экологического сходства с новым местообитанием,

где планируется интродукция, и исходя из присутствия подходящего кандидата в энтомофаги, о чем свидетельствует низкая плотность насекомого-мишени. Наконец, предварительные полевые исследования насекомого-мишени и его естественных врагов полезны тем, что в них подтверждается присутствие полезных видов, перечисленных в литературе, а сборщики, приехавшие издалека, обучаются распознавать их. Такое умение существенно, поскольку нам надо знать очень точно те полезные организмы, которые мы интродуцируем (Clausen, 1942), не только для того, чтобы знать, каких насекомых искать, оценивая успех интродукции. Мы должны также быть уверены в том, что отбор проведен из всех потенциально полезных биологических агентов, даже морфологически сходных видов-близнецов (Rosen, DeBach, 1973) Кроме того, процессы идентификации и отсеивания позволят нам избежать потери времени на введение тех полезных видов, которые могут уже присутствовать в том районе, где мы планируем интродукцию. Они будут также способствовать тому, что мы сумеем предупредить интродукцию потенциально вредных видов, например сверхпаразитоидов.

2.3.2.5. Прогнозирование успеха и эффективности

Здесь этот вопрос лишь кратко упомянут, подробнее мы обсудим его в разд. 2.3.2.10. Несмотря на большой прогресс в области биологического подавления насекомых-вредителей и многие примеры успешного применения этого метода, как правило, результат программы все еще невозможно с уверенностью предсказать. Больше всего обеспечивает успех, по-видимому, интродукция полезного организма, который уже оправдал себя ранее против того же насекомого-мишени в сходном местообитании в другом районе мира (например, использование в разных странах *P. berlesei* против тутовой щитовки, см. разд. 2.1.2). Очень важно также собрать как можно больше предварительных данных об экологической совместимости, поведении, синхронизации, биотипах и обо всем остальном, но в конечном счете единственный способ определить, как повлияет полезный организм на плотность вредителя, — это интродуцировать его.

2.3.2.6. Сбор полезных организмов

Главная цель при сборе полезных организмов для ввоза, как правило, получить их возможно больше за минимальный срок. Методики сбора обычно подбирают в зависимости от вредителя и его естественных врагов, от наличия рабочей силы, а иногда и в зависимости от особенностей местности. Часто оказывается, что

единственный возможный метод — это индивидуальный ручной сбор хищников или зараженных хозяев, но иногда могут применяться и другие методы. Например, можно применить метод экспозиции хозяина, при котором искусственно поощряется развитие плотных популяций хозяев или же такая популяция специально создается в контролируемой области, где имеется желаемый паразитоид. После того как достигается нужная степень заражения, хозяев нетрудно собрать и переслать к месту выпуска.

Места сбора в экспортирующей стране не обязательно должны быть удаленными, экзотичными или труднодоступными, гораздо удобнее, если они близки к центру отправления. Часто оказывается, что удобнее всего собирать насекомых во дворах, парках, на обочинах дорог. Если насекомое-мишень является вредителем какой-то сельскохозяйственной культуры, то разумно собирать полезные организмы, нападающие на него, в посадках этой культуры у него на родине, предполагая, что они приспособятся к условиям той области, куда вредитель вторгся позже (National Academy of Sciences, 1969a).

Продолжительность и географический охват сборов должны быть по возможности максимальными. В некоторых программах были успешно использованы представители лишь одного-двух полезных видов, собранных только в одном месте и за короткое время, вместе с тем обширность сборов позволит увеличить шансы на успех. Например, программы сбора, проводимые ИББСН, ведутся обычно на базе постоянных полевых станций и охватывают по возможности полный географический ареал насекомого-вредителя. Сбор естественных врагов проводится на протяжении как минимум одного полного сезона активности вредителя, чтобы получить полный набор полезных видов, действующих на всех стадиях жизни вредителя.

2.3.2.7. Перевозка полезных организмов

На практике перевозка паразитоидов или хищников из мест естественного обитания к месту интродукции — один из самых критических этапов в программе интродукции полезного организма. Мы видели, что к тому времени, когда энтомофаги готовы к перевозке, на них уже затрачено немало времени и труда, и в связи с ценностью подобного груза, а также трудностями получения другой партии в случае необходимости замены нужно не жалеть сил и средств на перевозку. В ранний период истории биологической борьбы перевозка полезных организмов часто осуществлялась морем и длилась несколько недель. Поскольку тогда не было или почти не было средств для охлаждения, и не удавалось снизить активность насекомых, часто приходилось снабжать

их в долгом путешествии пищей и водой для поддержания жизни, а иногда даже оказывалось необходимым перевозить на растениях, высаженных в горшки, живых жертв или хозяев для полезного насекомого. Естественно, подобный груз, нуждающийся в тщательном уходе, часто должен был сопровождать энтомолог-сборщик. Использование современных средств воздушных перевозок в значительной степени способствовало развитию биологического подавления вредных насекомых.

Международные авиалинии сейчас охватывают большинство крупных городов мира, а внутри стран местные авиалинии связывают эти города с другими центрами. Используя воздушный транспорт для перевозки полезных насекомых, полезно иметь личные контакты со служащими авиалинии и почты, чтобы избежать ненужных задержек и других случайностей (National Academy of Sciences, 1969a). Требования к условиям перевозки живых насекомых во многом сходны с требованиями к условиям перевозки любых скоропортящихся товаров, и успех или провал могут определяться личным отношением к делу любого из работников, имеющих дело с посылкой, начиная со сдачи ее грузчику при отправлении и кончая получением в пункте назначения. Необходимо сделать все возможное для того, чтобы выбрать самый быстрый маршрут с удобными пунктами перемены вида транспорта и чтобы все время посылка содержалась при допустимой температуре. Для обеспечения координации и планирования действий желательна постоянная телефонная или телеграфная связь между отправителем и получателем. По возможности надо так рассчитать срок отправления, чтобы посылка прибыла в будний день, в обычные часы работы всех учреждений.

Ящик для перевозки должен быть достаточно прочным, чтобы вынести неосторожное обращение. Его конструкция должна предупреждать выход наружу насекомых, активных в пути. Часто ящики делают из дерева; обычно в их конструкции предусмотрена вентиляция, поддержание нужной влажности и иногда — возможность таможенного досмотра. Иногда приходится внести в конструкцию изменения, позволяющие кормить насекомых, особенно если путешествие длится более 2—3 дней. Для этой цели и для поддержания влажности чаще всего используют мед или смеси на его основе, либо нанося их полосками на внутренние стенки ящика, либо пропитывая ими тонкие упаковочные древесные стружки. Иногда бывает необходимо разделить особей в посылке, чтобы предупредить каннибализм или повреждения, наносимые при агрессивном или оборонительном поведении. Часто в ящик с энтомофагами кладут упаковочные стружки и тогда они прикрепляются к ним или укрываются в них; либо насекомых рассаживают по отдельным садкам или желатиновым капсулам. Для авиапересылки в хороших условиях могут подойти картон-

ные трубки или вентилируемые пластмассовые контейнеры, но если в дороге возможно опасное повышение температуры, то могут понадобиться термосы или контейнеры, изолированные пенопластом для поддержания содержимого посылки при пониженной температуре. На ящиках должны быть соответствующие надписи, предостерегающие от содержания при слишком высокой или слишком низкой температуре или в других неподходящих условиях.

Хотя пересылать насекомых можно в разных стадиях развития, лучше иметь дело с покоящимися стадиями. Благодаря быстроте перевозок воздушным транспортом можно не беспокоиться, что в пути одна стадия перейдет в другую. Хищников пересылают обычно во взрослой стадии, хорошо накормив, а паразитоидов — внутри хозяев, часть которых наверняка заражена, в виде коконов (Hymenoptera), пупариев (Diptera) или имаго.

К каждой посылке должна прилагаться накладная с указанием по меньшей мере названия и места сбора содержимого посылки, количества пересылаемых хищников, паразитоидов или зараженных хозяев; должны быть указаны также даты сбора и отправления. Ввоз живых насекомых любого вида во многие страны (или даже их перевозка внутри стран) часто ограничен или в какой-то степени контролируется службами защиты растений и животных. Например, в США два федеральных закона запрещают ввоз и перевозку внутри страны вредителей растений, патогенов, переносчиков и предметов, в которых они могут содержаться, без разрешения Инспекционной службы охраны здоровья животных и растений Министерства сельского хозяйства США (Anonymous, 1975a). Такое разрешение позволяет ввозить в страну живые вредные организмы. Перед выдачей разрешения Инспекционная служба внимательно взвешивает риск и возможную пользу. Для ввоза чистых колоний хищников и паразитоидов вредителей растений, чистых культур патогенов этих вредителей, а также для ввоза безвредных видов разрешения не требуется. Все же учреждения, занимающиеся ввозом полезных организмов, как правило, независимо от того, является ли колония «чистой» или нет, получают разрешение и должным образом прикрепляют его на контейнере с насекомыми.

Наконец, часто имеет смысл посылать материал не в одной большой посылке, а в нескольких небольших, чтобы свести к минимуму возможность потери всего материала из-за неожиданной задержки в пути или других случайностей. Если между отправителем и получателем организована связь, получатель может информировать отправителя о неприятностях, случившихся с первой посылкой, и тогда при упаковке или отправке последующих посылок будут сделаны необходимые изменения для уменьшения смертности насекомых.

2.3.2.8. Карантин

Не следует предпринимать программу интродукции полезного организма, если нет возможности провести соответствующий карантин. Иногда материал для интродукции обрабатывают в карантинных учреждениях экспортирующей страны, а по получении прямо выпускают всю партию в намеченном районе, но чаще всего импортируемый материал принимают в карантинную лабораторию. Цель карантина двоякая: во-первых, эта процедура предотвращает преждевременное распространение импортированных насекомых, во-вторых, она предупреждает загрязнение культур энтомофага местными видами.

Предупредить преждевременное распространение импортированных насекомых важно не только для того, чтобы обеспечить сохранение максимального числа ввезенных полезных насекомых до выпуска в нужный момент, но и для того, чтобы до выпуска можно было соответствующим образом провести сортировку полученной партии, отсеять сверхпаразитоидов, нежелательные загрязняющие виды и больных особей, так как заболевания могут снизить эффективность интродукции. Такую сортировку обычно выполняют, выращивая импортированный вид в течение одного или нескольких поколений в контролируемых условиях. Чтобы с уверенностью решить, что выращенный в культуре вид и есть действительно тот, который мы хотим выпустить, и что он свободен от загрязнения, надо подробно знать признаки и полезные повадки этого вида. Практически невозможно обратить вспять интродукцию после того, как вид прижился, так что в подобных экспериментах требуется крайняя осторожность.

В большинстве стран есть единое центральное карантинное учреждение, через которое проходит весь импортированный материал перед его выпуском. В США этим занимается, как правило, Лаборатория по исследованиям полезных насекомых при Министерстве сельского хозяйства США в Ньюарке, штат Делавэр, а в трех штатах, активно использующих биологическое подавление насекомых-вредителей, — в Калифорнии, Флориде и на Гавайях — есть свои официальные карантинные лаборатории. В Канаде полезные организмы поступают на приемную станцию Министерства сельского хозяйства Канады в Оттаве, провинция Онтарио[1] Здания, используемые для карантина (рис. 10), обычно спроектированы специально для этой цели и имеют непроницаемые для насекомых элементы, такие, как окна с тройными стеклами, двери с герметичными шлюзами, замкнутые системы

---

[1] В СССР весь биологический материал, поступающий из-за рубежа, досматривается в пограничных карантинных пунктах Государственной карантинной инспекции МСХ СССР или в Центральной научно-исследовательской лаборатории по карантину растений в Москве. — *Прим. ред.*

вентиляции и специальное освещение, мешающее проникновению насекомых наружу через выходы из здания. В большинстве лабораторий есть специальные устройства для разведения полезных организмов, а также устройства для фумигации и обжигания, с помощью которых обрабатываются посылочные ящики и садки для разведения. Входить в такие учреждения обычно разрешают только их персоналу, часто внутри необходимо носить специальные лабораторные халаты и шапочки, которые снимают перед выходом.

2.3.2.9. Размножение

Видимо, лучше всего было бы интродуцировать большие количества полезных организмов, собранные и присланные прямо с места сбора. Но иногда бывает необходимо размножить собранный материал, увеличить его численность в лаборатории, особенно если из страны-донора поступило лишь немного особей (Simmonds, 1966). Первый метод обычно наиболее экономичен, для него, правда, требуется много рабочей силы, но зато мало дорогостоящего оборудования, причем, затратив небольшие дополнительные усилия, можно собрать для пересылки в страну-получатель целый комплекс паразитоидов и хищников. Вместе с тем при базировании интродукции только на собранном в поле материале увеличиваются шансы ввоза нежелательных или даже вредных видов и повышается вероятность провала программы интродукции из-за случайной потери материала при пересылке. Метод размножения в лаборатории исходного материалы обычно гораздо надежнее, если проводить размножение в подходящих контролируемых условиях. Особый упор можно сделать на накопление наиболее желательных полезных видов. Правильно спланировав размножение, выращивая полезный организм круглогодично и накапливая полученное потомство до намеченного времени выпуска, можно увеличить степень синхронности жизненных циклов энтомофага и вредителя. Для наращивания численности полезных насекомых нередко требуются большие капиталовложения в материальную базу, а часто и немалые затраты труда (Fisher, Finney, 1964). Для этого метода необходимы знание жизненного цикла, биологии и поведения насекомого, нужны подходящие условия выращивания, подходящий лабораторный хозяин, а также искусственный рацион (Finney, Fisher, 1964). Лучше всего использовать в качестве лабораторного хозяина намеченный вид-мишень, чтобы дать привыкнуть к нему интродуцированному виду. При этом необходимо убедиться, что в материале нет непредвиденных губительных включений или плохо приспособленных к хозяину криптических рас полезного организма. Но главное, о чем надо заботиться, — это простой способ

получения лабораторного хозяина и несложное обращение с ним. Если намеченный естественный хозяин не приживается в лаборатории или в определенные периоды его невозможно достать, то можно использовать вид-заменитель. Например, *Brachymeria intermedia* (Nees), куколочный паразитоид непарного шелкопряда, выращивается в лаборатории в куколках большой пчелиной огневки *Galleria mellonella* (L.) (Anonymous, 1973a).

2.3.2.10. Выпуск и колонизация

Внимательно отсортировав собранный в поле материал или размножив его в лабораторных условиях и убедившись в безопасности и пригодности введенного полезного вида, можно пытаться выпустить его в поле. Сейчас принято стремиться к более раннему выпуску в поле. Во-первых, при этом нет необходимости в интенсивном размножении в лаборатории, и в то же время местный источник способен давать материал для дополнительных интродукций в другие места. Во-вторых, многолетний опыт показывает, что для интродукции естественных врагов, которые впоследствии станут важными и эффективными агентами подавления, требуется лишь минимальная колонизация (Clausen, 1951). По мере совершенствования методов и накопления опыта определения безопасности импортируемого материала и улучшения методик обработки и перевозки значение метода прямого выпуска должно возрастать.

За много лет накопилась эмпирическая информация о наиболее подходящих условиях для акклиматизации завезенных полезных организмов. Во многих случаях лимитирующим фактором оказалась неспособность выдерживать экстремальные климатические условия в новом местообитании, но возникают и другие проблемы. Например, иногда оказываются неподходящими и другие физические факторы, такие как топография местности или интенсивность ведения сельского хозяйства [1]. Недостаточное знание взаимоотношений хозяин — паразитоид или хищник — жертва может привести к интродукции плохо адаптированного полезного организма или организма, неверно идентифицированного и совершенно неподходящего. Иногда намеченный хозяин (или жертва) в новом местообитании оказывается генетически защищенным от энтомофага, хотя в стране, откуда он происходит, этого не наблюдалось (Wong, 1974). В месте интродукции могут отсутствовать дополнительные хозяева, необходимые для имаго источники пищи в виде нектара или пыльцы или другие нужные элементы внешней среды, что помешает акклиматизации энто-

[1] Значительным препятствием для акклиматизации вида могут служить химические обработки посевов, проводимые на больших площадях.—*Прим. ред.*

мофага. Важно верно выбрать время для интродукции, особенно если насекомое-мишень моновольтинно. Паразитоидам после выхода и спаривания часто требуется период питания перед откладкой яиц, что надо учитывать для синхронизации циклов выпускаемого насекомого и вредителя-мишени. Иногда требуется, чтобы в поле при выпуске доминировала какая-то определенная стадия хозяина. Хищников обычно выпускают в стадии имаго, чтобы обеспечить наибольшую легкость нахождения полового партнера и раннее размножение.

Основываясь на предварительной информации, обычно удается подобрать одно или несколько подходящих для интродукции мест, которые в основном соответствуют известным требованиям энтомофага и где возможно легкое естественное или искусственное его распространение. Часто колонизацию проводят в полевых садках, особенно если речь идет о хищниках, чтобы уменьшить начальное рассеяние выпущенных особей и защитить их от местных конкурентов. Когда интродуцированный энтомофаг акклиматизируется в полевом садке и начинается размножение, садок удаляют.

Особое внимание следует обращать на погоду во время выпуска. Выпуск следует отложить, если метеорологи предсказывают заморозки, жару, сильный дождь или другие условия, которые могут вызвать высокую смертность выпущенных насекомых. Яркого солнечного освещения, как правило, следует избегать — оно стимулирует быстрое и нежелательное рассеяние насекомых. Выпуск, вероятно, лучше всего проводить либо рано утром, либо поздно вечером, когда уровень освещенности понижен, температуры низки, а влажность высока. При этом на растениях есть роса, а другие условия препятствуют расселению, повышая вероятность спаривания, благодаря чему насекомые откладывают яйца на небольшом участке.

Какое количество особей следует выпустить, чтобы обеспечить акклиматизацию, предсказать трудно (Turnbull, Chant, 1961; DeBach, Bartlett, 1964). Как правило, целесообразнее выпускать крупные колонии в нескольких точках, чем рассеивать имеющийся запас материала по большой площади. Полезно проводить интродукции в самых разных местообитаниях, представляющих полный спектр условий среды, в которых существует вредитель-мишень. Лишь очень немногие виды полезных насекомых способны подавлять своего хозяина по всей области распространения, но множественные выпуски быстрее всего покажут, на каких участках ареала они к этому способны. Окончательное решение вопроса о том, сколько особей надо выпустить и в каком количестве мест, часто зависит от имеющегося количества особей полезного вида. Например, *Dahlbominus fuscipennis* (Zetterstedt), коконный паразитоид соснового пилильщика, выпускался во мно-

гих местах в количестве по 10 000 особей на колонию, а всего было выпущено сотни миллионов особей. Вместе с тем такие паразитоиды, как *Opius ilicis* Nixon, нападающий на падубовую минирующую мушку *Phytomyza ilicis* (Curtis), смогли прижиться после разового выпуска всего десяти особей (McLeod, 1953). Партеногенетические виды можно выпускать в меньших количествах, чем виды с половым размножением.

Влияние количества выпущенных полезных организмов на успех акклиматизации недавно обсуждал Бейрн (Beirne, 1975). Он проанализировал случаи интродукции в Канаде 159 видов, результаты которых известны, и сделал вывод, что «чем больше выпущено особей, тем выше вероятность успешной колонизации, а если выпущенное количество ниже определенного минимума (около 5000 особей), то вероятность успеха мала». Анализ показал также, что, чем больше особей выпускается (около 800 как минимум) и чем больше количество выпусков вида, тем выше вероятность акклиматизации. Наибольший успех был достигнут при выпуске малых количеств в стабильном и изолированном местообитании — саду; при выпуске большего количества в стабильном, но неоднородном лесном местообитании был достигнут меньший успех; и наименьший успех отмечен в нестабильной монокультуре однолетних сельскохозяйственных растений, хотя в этом случае выпускались самые большие количества особей одного вида.

По-настоящему эффективный импортируемый естественный враг должен акклиматизироваться легко и быстро, обычно в течение первого года (DeBach, 1974). Похоже, что большинство проведенных работ по интродукции полезных видов подтверждает вывод, сделанный Клаузеном (Clausen, 1951): если при подходящих условиях нет явных признаков акклиматизации через три года после начала выпуска, то на успех рассчитывать не приходится. Мак-Леод (McLeod, 1962) предложил пятилетний контрольный срок с начала выпуска. Но и Томпсон (Thompson, 1951a), и Селлерс (Sellers, 1953) не рекомендуют слепо следовать этим правилам. В экспериментах, включающих выпуск полезных насекомых, бывают исключения: например, коконный паразитоид пилильщика *Pleolophus basizonus* (Gravenhorst) в некоторых областях был найден лишь через 12 лет после его последнего выпуска (Beirne, 1975), а *Macrocentrus grandii* Goldanich, паразитоид из браконид, живущий на кукурузном мотыльке *O. nubilalis* (Hübner), в Висконсине был найден лишь через 9 лет после его последнего выпуска (Mertins, Coppel, 1974). Но в общем, если акклиматизация не достигнута за три года, то усилия по интродукции лучше перенести на другой вид, а может быть, на другую линию этого же вида.

Последний и очень важный этап выпуска полезных организ-

мов в новую область с целью биологического подавления насекомых-вредителей — это сдача эталонных образцов на хранение в постоянную и доступную энтомологическую коллекцию (Sabrosky, 1955). Эталонные особи — это типичные экземпляры выпущенного вида энтомофага, они доступны в качестве справочного материала для сравнения, когда проводятся контрольные сборы, и полезны также в том случае, если позднее возникает какое-либо сомнение в правильности идентификации интродуцированного насекомого.

2.3.2.11. Контрольные сборы

Программу интродукции нельзя считать завершенной, пока мы не убедились в акклиматизации интродуцированного полезного вида и не определили скорость его распространения. Это обычно делается посредством полевых наблюдений и сборов на месте (или на местах) выпуска и в близлежащем районе. Присутствие интродуцированного вида определяют визуально в поле, при анатомировании зараженных хозяев или же путем выращивания имаго из собранных в поле особей хозяина. Первые попытки проверить акклиматизацию полезных организмов начинают после того, как проходит время жизни одного поколения в полевых условиях, но акклиматизацию нельзя считать доказанной, пока не будут собраны в поле образцы интродуцированного насекомого за целый год, включая и сезон, возможно лимитирующий успешное развитие популяции в этой местности (например, холодная зима, сухое жаркое лето, дождливый сезон). Присутствие насекомого по истечении времени, соответствующего одному поколению, свидетельствует о временной или начальной акклиматизации, а если оно обнаруживается и позже, то это, скорее всего, указывает на то, что постоянная акклиматизация завершилась. Де Бах и Бартлет (DeBach, Bartlett, 1964) считают, что насекомое постоянно акклиматизировалось только в том случае, если его находили в течение трех лет подряд после выпуска. После начального качественного определения простого присутствия интродуцированного энтомофага можно попытаться определить скорость его распространения из точки акклиматизации. Это обычно делают теми же методами, которые используются для определения акклиматизации, но пробы берут на разных расстояниях от места выпуска по заранее намеченной линии разреза или по квадратам. Томпсон (Thompson, 1951a) попытался рассмотреть проблему расселения теоретически и сделал вывод, что скорость распространения из начальной точки выпуска может быть не столь высокой, как иногда ожидают.

Сейчас в Висконсине проверяется новый метод определения присутствия и акклиматизации интродуцированных энтомофагов.

Предварительные опыты показывают, что локальное присутствие наездника *Exenterus amictorius* (Panzer), паразитоида пилильщика, можно легко определить, используя в качестве приманок живых девственных самок паразитоида в ловушках с клеем, подвешенных на соснах. Такие самки привлекают самцов *E. amictorius*, которые попадают в ловушки. В настоящее время мы пытаемся приспособить этот метод для контрольных сборов других недавно интродуцированных паразитоидов, например *B. intermedia*.

2.3.2.12. Оценка результатов

Последний этап программы интродукции естественного врага — это оценка его эффективности. Грубого эмпиризма в работах по биологическому подавлению вредителей можно избежать только при внимательном и продолжительном наблюдении за увеличением численности интродуцированных энтомофагов и точной оценке этой численности как регулирующего фактора (Thompson, 1951a). Критики нередко отмечают, что слишком часто программы биологического подавления проводятся на эмпирических основах, и потому после завершения одного проекта, успешного или неудачного, наши знания о популяциях не становятся более полными, и вопрос о том, как нужно изменить эти процессы, чтобы следующая программа могла планироваться с учетом новых данных, остается без ответа (National Academy of Sciences, 1969a). Пока мы не в состоянии в каждом случае объяснить, почему данная программа интродукции завершилась успехом или провалом, биологическое подавление вредных насекомых будет по-прежнему скорее искусством, чем наукой (Krebs, 1972).

Есть три удовлетворительных способа оценить эффективность энтомофага: 1) качественный анализ, 2) эксперименты с исключением и 3) количественная оценка (DeBach, Bartlett, 1964; National Academy of Sciences, 1969a).

Качественный подход к анализу эффективности интродуцированного естественного врага — самый легкий, быстрый и распространенный метод. С его помощью нельзя доказать, что имеет место успешное биологическое подавление вредителя, и в действительности он может даже ввести в заблуждение, но, применяя его и правильно интерпретируя результаты, получают важные указания, касающиеся исхода программы выпуска. Метод состоит в частом отборе проб из многих мест и в наблюдении за акклиматизацией, распространением интродуцированного вида и за уменьшением популяций вредителя, связанным с этими явлениями. Таким образом, если мы видим, что за акклиматизацией интродуцированного вида следует увеличение его численности за счет численности вредителя, а популяция вредителя явно сокра-

щается везде, куда распространяется интродуцированный вид, то, очевидно, между этими явлениями существует причинно-следственная связь. Поддержание плотности популяции вредителя на низком уровне и аналогичный ход событий во всех странах, куда был интродуцирован полезный организм, являются дополнительным доказательством успешности программы (Flanders, 1959a). Основной недостаток качественного подхода заключается в том, что смертность среди интродуцированного энтомофага не обязательно свидетельствует о его важной роли в регуляции популяций вредителя. Новый энтомофаг может привести к повышенной смертности, но, возможно, эта смертность просто заменяет другую — ту, которую ранее причиняли другие факторы, присутствующие в местообитании. Действительно, эффективный интродуцированный вид должен вызывать повышение уже существовавшего до его появления уровня смертности хозяина, и, хотя это приращение может быть небольшим, не исключено, что оно окажется как раз необходимым для сокращения плотности популяции вредителя ниже экономического порога вредоносности и поддержания ее на этом уровне.

Действительную роль интродуцированного полезного вида для подавления популяции вредителя, т. е. успех программы интродукции, можно доказать с помощью экспериментов с исключением естественного врага (DeBach, Huffaker, 1971). При этом пытаются сравнить плотность популяции вредителя в отсутствие недавно интродуцированного полезного организма и ее плотность в присутствии интродуцированного вида. Поставив перед собой такую цель, после интродукции наблюдают за двумя одинаковыми делянками (или группами делянок), различающимися лишь тем, что с одной из них удален естественный враг. Через некоторое время можно прямо определить действительный эффект паразитоида или хищника, наблюдая за тем, как увеличивается избавленная от него популяция вредителя по сравнению с расположенной вблизи такой же незащищенной популяцией. Удаляют полезные организмы обычно механически. Для исключения всех естественных врагов или отдельного вида (National Academy of Sciences, 1969a) применяют садки, клейкие барьеры, потоки воздуха или ручной сбор. Де Бах и сотр. (DeBach et al., 1951) применили особый метод исключения, который они назвали «биологическим методом проверки». Чтобы защитить продуцирующих медвяную росу цитрусовых червецов от их естественных врагов, были использованы муравьи. Другой способ исключения полезных организмов с контрольной делянки — это применение химических средств. Нетрудно найти пестициды, которые очень токсичны для паразитоидов и хищных насекомых, но мало действуют на более устойчивые вредные виды, особенно в малых дозах. Благодаря частому нанесению таких химикатов полезные

организмы с обработанной площади практически элиминируются; после этого не повреждающийся заметно вид-мишень способен размножаться без ограничений. Возможность того, что химическая обработка каким-то образом прямо стимулирует вредителя к размножению, можно устранить, применив токсичный химикат только по периметру контрольной делянки, где он будет убивать любой подвижный полезный организм, движущийся к центральной части делянки или из нее; постепенно численность полезных организмов резко уменьшится, а вредитель практически не будет соприкасаться с ядохимикатом (DeBach, Bartlett. 1964). Этот подход, вероятно, больше чем какой бы то ни было способен убедить скептиков в ценности подавления вредителей биологическими средствами.

Наконец, еще один метод, используемый для оценки эффективности программы интродукции, — это количественный математический анализ. Он наиболее трудоемкий из всех трех, но зато дает лучшие доказательства успеха или неудачи в достижении нашей цели и больше других информации о том, почему программа была успешной или неудачной. Коротко говоря, в этом случае работа состоит из получения обширной информации для составления таблицы выживания, говорящей о жизненной системе вредителя до и после интродукции полезных организмов (National Academy of Sciences, 1969a; McLeod, 1975). Чтобы получить верную картину эффекта интродукции энтомофага, надо иметь исходные данные для таблицы выживания о популяции вредителя до введения паразитоида или хищника. Только что описанная методика исключения позволяет получить для сравнения хотя бы грубые данные такого рода; ее можно использовать и для изучения действия местных естественных врагов. Исследования динамики популяции до интродукции и составление таблиц выживания дают нам сведения о долгосрочной равновесной плотности вредителя и о том, какие факторы важны для ее определения. После выпуска нового агента подобные исследования покажут количественно, привела ли интродукция к новой, желаемой низкой равновесной плотности и какие факторы ответственны за поддержание новой плотности. При сравнении двух наборов данных появится возможность ответить на вопрос, заменяет ли интродуцированный вид другие факторы, повышающие смертность, или он дает значительную добавочную смертность. Предполагается даже (National Academy of Sciences, 1969a), что все усложняющиеся методы моделирования популяций и использование ЭВМ вскоре позволят получать такие данные об экосистеме до и после интродукции на модели, прежде чем пытаться проводить интродукцию в природе, причем в математических выражениях будут фигурировать различные виды естественных врагов и различные стратегии интродукции.

2.3.3. Основные экологические принципы биологического подавления вредителей

Если считать биологическое подавление вредных насекомых формой прикладной экологии (разд. 2.2), то его успешная практика зависит от нашего понимания некоторых основных принципов экологии. В самом деле, методологические основы биологического регулирования выражаются следующим тезисом: плотность популяций многих видов-вредителей можно сократить путем создания экологических условий, неблагоприятных для вредителя. Некоторые важные экологические концепции упоминаются или обсуждаются в других разделах нашей книги, здесь же мы еще раз остановимся на них, а также введем ряд других, которые больше нигде не упоминаются.

2.3.3.1. Ситуации, в которых применимо биологическое подавление вредителей

Как и другие методы подавления вредных насекомых, биологический метод борьбы не является панацеей. Во многих ситуациях один этот метод не способен должным образом исключить экономический ущерб. Вместе с тем, видимо, мало найдется случаев, в которых после достаточного изучения биологический метод не внес бы заметного вклада в сокращение численности вредителя, может быть, в комплексе с другими методами. Вряд ли можно найти ситуации, когда биологический метод априорно следовало бы считать непрактичным или неприменимым. Его всегда надо рассматривать как желательную цель, пока не будет доказано, что в данном конкретном случае он не подходит. По мере того как мы все больше и больше узнаем о значении естественного регулирования, благодаря которому большинство видов насекомых не достигает положения вредителей, нам становится все яснее, что никакая жизненная стратегия вида не может полностью обеспечить защиту от регуляции извне. Каким бы ни был вредитель, откуда бы он ни происходил, где бы он ни обитал и чтобы он ни делал, обычно у него есть какой-то естественный враг, который имеет специализированные приспособления, позволяющие ему нападать на этого вредителя.

Как мы видели, завезенные чужеземные вредители определенно наилучшие объекты для биологического подавления путем импорта их естественных врагов. Успех этого подхода отмечался в литературе много раз (DeBach, 1964a; Huffaker, 1971b; Sailer, 1972; Commonwealth Institute of Biological Control, 1971; etc.), но местные виды также успешно подавлялись импортированными естественными врагами (Taylor, 1937; Drooz, 1960), и их тоже надо считать возможными мишенями. В последнем случае импор-

тируемые полезные организмы могут быть связаны с видом-мишенью в другой стране или, что бывает чаще, могут нападать на родственный вид или вид, обитающий в той же микростации (Pimentel, 1963) Местный вид, поддавшийся биологическому подавлению, обычно не имеет большого числа местных естественных врагов или живет в такой окружающей среде, где его эффективные естественные враги уничтожены либо их активность снижена за счет деятельности человека. В любом случае не исключено, что мы найдем где-либо эффективные полезные организмы и успешно их акклиматизируем в местообитании вредителя, в результате чего уменьшится его плотность. В случае подавления его естественных врагов деятельностью человека мы можем активировать этих врагов, изменяя условия среды, чтобы они снова уменьшили плотность популяции вредителя до низкого уровня. Франц (Franz, 1970) обсуждает особый случай, при котором местные энтомофаги нападают на нового вредителя, после чего их интродуцируют в исходную фаунистическую область вредителя с тем, чтобы они продолжали свою деятельность и там. Он предложил для этого случая термин «адаптационный ввоз».

Сейчас в Висконсине разрабатывается новая концепция интродукции полезных насекомых. Этот штат в настоящее время находится под угрозой непосредственного и неизбежного вторжения непарного шелкопряда *Porthetria dispar* (L.), опасного вредителя леса, уничтожающего листву. Предпринимаются попытки увеличить сопротивление среды висконсинских лесов к этому вторжению, акклиматизировав там некоторых из связанных (на родине шелкопряда) с вредителем паразитоидов и энтомофагов на местных дополнительных хозяевах (разд. 2.3.3.4). Тогда по прибытии *P. dispar* его естественные враги будут уже на месте и хорошо акклиматизированы, что поможет избежать обычной задержки их появления в области, сначала занятой вредителем, и, быть может, позволит предотвратить сильное размножение вредителя.

Пригодность биологических методов подавления для «прямых» вредителей, противопоставляемых «косвенным», была поставлена под вопрос Тернбуллом и Чантом (Turnbull, Chant, 1961). Прямые вредители причиняют непосредственный экономический ущерб при низкой плотности популяции, нападая на товарные части растений, например на плоды; косвенные вредители могут быть терпимы и при более высоких плотностях, поскольку они лишь косвенно вредят товарному продукту, снижая своими нападениями на различные органы растения его общий рост и жизнеспособность. Как полагают Хаффейкер и сотр. (Huffaker et al., 1971), успешное подавление фиолетовой щитовки *Parlatoria oleae* (Colvée), вредителя олив в Калифорнии, интродуциро-

ванным паразитоидом *Aphytis maculicornis* (Masi) доказывает, что подобные вредители — подходящие мишени для биологического метода. Де Бах (DeBach, 1974), по-видимому, прав в том, что в случае прямых вредителей применение биологического метода менее целесообразно, хотя и не исключено, поскольку для устранения экономического ущерба, причиняемого ими, требуется свести плотность их популяции до крайне низкого уровня. Можно подойти к этому вопросу и на основе способности растения выдерживать вред, приносимый вредителем. На некоторых культурах, таких, как лесные деревья, кормовые и декоративные растения, обычно могут развиваться значительные популяции вредителя, но экономический порог вредоносности при этом не достигается. Напротив, у некоторых плодовых и овощных культур уже одно насекомое на растении может принести значительный вред. Ллойд (Lloyd, 1960) предположил, что стабильность окружающей среды, свойственной многолетним растениям-хозяевам, способствует успешному биологическому подавлению их вредителей. По-видимому, эта гипотеза в какой-то степени верна, но Тернбулл и Чант (Turnbull, Chant, 1961) справедливо возражают, что в данном случае более важна другая характеристика таких хозяев — их высокая толерантность к повреждениям. Резюмируя, можно сказать, что лучшими мишенями для биологического подавления являются косвенные вредители таких растений, которые могут выдерживать сравнительно высокую плотность вредителей и экономический порог повреждений у которых высок. Итак, ни одна культура и ни один вредитель не должны отвергаться заранее как непригодные для биологического метода подавления вредителей.

И наконец, упомянем о выводе Тейлора (Taylor, 1955), согласно которому тропические вредители и вредители, живущие на островах или в каких-либо других географически или экологически изолированных районах, более восприимчивы к биологическому подавлению, чем вредители умеренных широт или континентальных районов. Имеющийся опыт как будто подтверждает это наблюдение, особенно «островную концепцию», но возвести эту гипотезу в ранг неопровержимого закона мешают многие исключения — известны случаи успешного применения биологического метода в умеренных и крупных континентальных областях. Очевидно, каждый случай размножения вредителей надо рассматривать исходя из его конкретных особенностей.

2.3.3.2. Множественная интродукция и конкурентное вытеснение

Другой спорный вопрос в биологическом подавлении вредных насекомых — это вопрос о том, в каком случае можно ожидать

лучших результатов: когда производят завоз и выпуск нескольких видов полезных организмов или когда выявляют «лучшего» среди них и выпускают только его?

Среди сторонников теории одного вида — Тернбулл и Чант (Turnbull, Chant, 1961; Turnbull, 1967), Цвёльфер (Zwölfer, 1963) и Уатт (Watt, 1965). Они полагают, что во избежание потенциально возможной нежелательной конкуренции между естественными врагами надо интродуцировать только один наиболее многообещающий полезный вид. Введение каждого вида по отдельности позволяет анализировать и оценивать их индивидуальный вклад в регуляцию плотности и сравнивать его с предсказываемой величиной. Можно вводить поочередно отдельные виды, пока не будет найден один, «лучший» для регуляции вредителя, после чего дальнейшие интродукции уже излишни и даже вредны.

Хотя в принципе никто не оспаривает это мнение, ясно, что на практике возникают многочисленные затруднения (Huffaker et al., 1971; Stehr, 1973). Найти и расставить по ранжиру полезности всех вероятных кандидатов на интродукцию кажется невозможным, тем более что еще не выработан набор критериев для такого предприятия. Кроме того, у исследователей редко есть время и деньги на такую программу. Сторонники множественной интродукции со времен Смита (Smith, 1929) высказываются в пользу интродукции всех кажущихся перспективными видов естественных врагов, чтобы отбор наиболее полезного среди них произошел сам по себе. Среди сторонников такой стратегии Балч и сотр. (Balch et al., 1958), Доутт и Де Бах (Doutt, DeBach, 1964; DeBach, 1974), Хаффейкер и Кеннет (Huffaker, Kennett, 1966), которые считают, что возможность вредного эффекта от интродукции сразу нескольких полезных видов очень невелика, особенно если учесть преимущества подобной интродукции. Прежде всего, сейчас это единственная практическая возможность выявить «лучший» вид или комбинацию видов для регуляции вредителя в новом местообитании. Вряд ли какой-либо полезный вид будет одинаково эффективен во всех районах ареала вида-мишени, и интродукция нескольких видов в местах, представляющих весь спектр его местообитаний, дает наибольший шанс акклиматизировать в каждом из них лучшую комбинацию. Хотя часто для сведения численности вредителя к низкому уровню бывает достаточно одного интродуцированного полезного вида, иногда для достижения полного успеха необходимо добавить один или несколько видов (Quednau, 1970), и тогда могут понадобиться множественные интродукции. Согласно так называемой «теории последовательности», в некоторых случаях для достижения достаточно низких плотностей вредителя следует ввести ряд полезных видов, каждый из которых нападает на вредителя в соответствующей отличной от других жизненной стадии (Howard,

Fiske, 1911). Многие исследователи полагают, что разнообразный комплекс естественных врагов обеспечивает стабильность подавления и быстрое возвращение численности вредителя после случайных отклонений к достигнутой норме (Balch et al., 1958).

Хотя споры по этому вопросу еще не закончены, специалисты по биологической борьбе, ответственные за программы интродукции, в общем считают концепцию интродукции нескольких видов полезной рабочей гипотезой. Большинство из них поддерживает мнение Де Баха (DeBach, 1972, 1974), согласно которому, если ввезенный полезный вид вытесняет ранее акклиматизировавшийся довольно эффективный вид, значит, новый вид еще более эффективен и будет регулировать численность вредителя еще лучше. Таким образом, конкурирующие полезные виды уменьшают индивидуальную эффективность друг друга, но общее их влияние на плотность хозяина превосходит влияние любого из них, взятого отдельно. Даймонд (Diamond, 1973) математически доказал, что большинство разработанных до сих пор моделей популяций согласуется с концепцией множественной интродукции. Если это верно, то мы можем просто интродуцировать потенциально полезные организмы в сообщество вредителя, не проводя широкого и детального анализа их возможностей. Если новый вид вытесняет один или несколько уже прижившихся, значит, он даст лучшее подавление вредителя; если же ему не удается акклиматизироваться, вреда от этого не будет. Конечно, о каждом новом виде мы должны получить столько информации, сколько будет в наших силах, но на практике многие успешные программы были проведены и без скрупулезных стараний определить заранее сравнительную эффективность вводимых полезных организмов. По мере развития науки о биологическом подавлении насекомых-вредителей такая оценка, возможно, станет более обычной и простой процедурой, но пока можно лишь сказать, что множественная интродукция оказалась по крайней мере практически полезной и безопасной.

Одновременная интродукция нескольких видов полезных организмов (множественная интродукция) имеет близкое отношение к принципу, известному как «принцип Гаузе». Этот принцип гласит, что различные виды, занимающие идентичные экологические ниши (т. е. экологически гомологичные), не могут бесконечно долго сосуществовать в одном местообитании (Гаузе, 1934). При этом два вида не обязательно даже контактируют между собой физически (как, например, при хищничестве или поединках), но просто оба они используют одинаковым образом какой-то имеющийся в ограниченном количестве ресурс, например одного и того же хозяина или жертву. В конце концов доминирующим окажется тот вид, который по своим свойствам способен лучше использовать требующийся обоим ресурс, а другой вид

будет вытесняться. Этот тип конкурентного вытеснения наблюдался несколько раз при интродукциях чужеземных полезных организмов. Классический пример этого рода — интродукция трех паразитоидов-браконид на Гавайских островах для борьбы с восточной фруктовой мушкой *D. dorsalis* Hendel (van den Bosch, Haramoto, 1953). В 1948 г. были интродуцированы два паразитоида — *Biosteres (Opius) longicaudatus* (Ashmead) и *Biosteres vandenboschi* (Fullaway). Численность популяции *B. longicaudatus* быстро увеличивалась до 1949 г., когда вместо него стал доминировать *B. vandenboschi.* В 1949 г. был акклиматизирован третий вид — *Biosteres oophilus* (Fullaway), который в течение 1950 г. вытеснил *B. vandenboschi.* В результате каждого последующего вытеснения общая экстенсивность заражения фруктовой мушки возрастала, а ее численность уменьшалась. В проведенном позже исследовании было показано, что в конце концов *B. oophilus* сохранил свою доминантность, а другие два вида присутствовали лишь в небольших количествах (Bess, Haramoto, 1958). В другом подобном случае доминантные перепончатокрылые паразитоиды рода *Aphytis,* нападающие на красную померанцевую щитовку, последовательно дважды вытеснялись заново интродуцированными, более эффективными видами того же рода (DeBach, 1966; DeBach et al., 1971). Позже пример подобного явления был отмечен в Висконсине, где ихневмонида *E. amictorius* вытеснила торимиду *Monodontomerus dentipes* (Dalman), будучи доминантным паразитоидом завезенного сюда соснового пилильщика *Diprion similis* (Hartig) (Mertins, Coppel, 1968, 1974).

2.3.3.3. Внесение генетического разнообразия

Успех биологического подавления вредных насекомых путем интродукции хищников или паразитоидов зависит прежде всего от способности последних выживать в новом местообитании. По поводу степени генетической изменчивости в популяции интродуцированных полезных организмов разгорелся спор, в основном имеющий теоретический интерес. Главный вопрос этого спора заключается в том, имеет ли интродуцированный вид больше шансов на выживание, если завезенный материал генетически разнообразен или же, если он гомогенен. Убедительных опытных данных нет ни у сторонников первого взгляда, ни у защитников второго.

Теория популяционной генетики указывает, что популяции в более экологически благоприятном центре распространения и на границах ареала вида различаются по генетической вариабельности (Dobzhansky et al., 1963). Наиболее крупная размножающаяся группа в центре распространения более гетерозиготна,

по-видимому, потому, что благодаря мутациям она имеет больше аллелей (Remington, 1968). Популяция здесь не только более многочисленна, но и отличается меньшей степенью инбредности и большей стабильностью. Более мелкие периферические популяции обычно имеют меньше аллелей в каждом локусе, они более инбредны и гомозиготны.

Утверждая, что в более гетерогенной центральной популяции должна быть повышена частота летальных генов, Ремингтон (Remington, 1968) предлагает брать материал для интродукции полезного организма из экологически периферийных районов распространения, где генетическое разнообразие меньше и ниже генетический груз. При выпуске очень больших количеств особей в новое местообитание летальные мутации из центральной популяции будут иметь лишь небольшое значение, но при акклиматизации малых колоний могут встретиться затруднения. Люкас (Lucas, 1969) соглашается с теоретически постулированным распределением гетерогенности в региональной популяции, но делает из него другие выводы. Так же как Тернер и Уильямсон (Turner, Williamson, 1968), Люкас считает, что генетический груз может лишь сравнительно мало препятствовать акклиматизации интродуцированных полезных организмов. Он считает, что интродуцируемые энтомофаги должны иметь по возможности максимальное генетическое разнообразие и происходить из экологического центра распространения. Благодаря повышенной генетической изменчивости в результате процесса естественного отбора должен образоваться генотип, наиболее подходящий для нового местообитания. Короче говоря, надежда на адаптацию важнее, чем боязнь последствий летальных генов, и максимальная вариабельность наиболее желательна.

Другой подход к проблеме множественных интродукций, сформулированный и отстаиваемый Левонтином (Lewontin, 1965) и Уиттеном (Whitten, 1970), отражается в современной практике введения разных географических линий, рас или экотипов, которую защищают Бартлетт и Ван-ден-Бош (Bartlett, van den Bosch, 1964) и Доутт и Де Бах (Doutt, DeBach, 1964; DeBach, 1974). Эти авторы полагают, что наилучшей стратегией может быть выпуск по возможности максимального количества отдельных выборок, взятых главным образом с экологической периферии распространения, но включающих и некоторое количество насекомых из центра, в надежде, что по крайней мере одна из выборок уже преадаптирована к новой окружающей среде.

Иногда генетическое разнообразие обеспечивается на несколько менее эмпирической основе. В двух приведенных ниже примерах мы покажем, как можно преодолеть наблюдаемую неэффективность интродуцированного полезного организма, разыскав генетически более качественную линию и заменив ею уже акклп-

матизированную. Например, интродуцированная ихневмонида *Mesolieus tenthredinis* Morley, паразитоид лиственничного пилильщика *Pristiphora erichsonii* (Hartig), вначале была очень эффективным регулятором популяций пилильщика в Канаде (McLeod et al., 1962). Но впоследствии в Центральной Канаде стала увеличиваться численность устойчивой линии пилильщика, способной инкапсулировать яйца *Mesolieus* и избегающей таким образом регуляции. При ревизии популяций *M. tenthredinus* в Европе была обнаружена баварская линия этого насекомого с генетически доминантной способностью преодолевать инкапсуляцию в теле хозяина (Turnock, Muldrew, 1971). Благодаря акклиматизации этой линии в Канаде, видимо, вытеснится менее эффективная линия и восстановятся регуляторные способности популяции паразитоида. Бартлетт (Bartlett, 1974) сообщил о стараниях повысить толерантность к холоду кокцинеллиды *C. montrouzieri* Mulsant, хищника мучнистых червецов. Интродуцированная в Калифорнию исходная линия была получена из теплых климатических районов Австралии в 1891 г., и с тех пор ее приходилось сохранять в инсектарии и заново выпускать каждой весной во всех, кроме самых теплых, районах штата. Но сейчас получены новые, устойчивые к холоду линии из двух более холодных районов в Австралии. Они были размножены и выпущены в Калифорнии, и есть надежда на их постоянную акклиматизацию здесь.

2.3.3.4. Специфичность к хозяину и сравнительная ценность хищников и паразитоидов

Несмотря на отдельные возражения (Thompson, 1929, 1951b), большинство специалистов по биологической борьбе считают, что наиболее перспективны для подавления вредителей насекомые-монофаги или узкие олигофаги (Doutt, DeBach, 1964). Летопись успешных случаев биологического подавления вредных насекомых как будто подтверждает это мнение (DeBach, 1974), основанное на том, что высокоспецифичный энтомофаг биологически хорошо приспособлен к своему хозяину или жертве и, следовательно, он скорее всего способен регулировать популяцию вредителя зависимым от плотности образом. Полифаг, напротив, менее зависим от колебаний плотности отдельного хозяина или жертвы и потому имеет меньше шансов на регуляторную роль. Но у всеядного вида все же есть некоторые преимущества над монофагами с точки зрения перспектив его использования при подавлении вредителей. Известно, например, что адаптивная специфичность к определенному хозяину или жертве обычно связана с уменьшенной приспособляемостью к факторам среды. Таким образом, если вид-вредитель подвержен периодическим резким

сокращениям популяции по каким-то причинам, не связанным с деятельностью полезного насекомого, то от этого будет страдать специфичный энтомофаг, а вид-полифаг поддержит свою численность, питаясь на других хозяевах (Stehr, 1973). Повышенная приспособленность всеядных видов позволяет им, кроме того, быстрее распространяться, используя дополнительных хозяев или жертв, особенно в тех случаях, когда вредитель-мишень распределен пятнисто. Подводя итог, можно сказать, что высокая степень специфичности энтомофага оказалась желательной во многих ранее проведенных программах и будет оставаться важным признаком при отборе полезных организмов для ввоза в дальнейших программах, но в некоторых случаях олигофаги или полифаги обладают бóльшими преимуществами по сравнению с монофагами при использовании их для биологического подавления вредителей.

Рассмотрение достоинств монофагов и полифагов влечет за собой обсуждение сравнительной ценности паразитоидов и хищников в биологическом подавлении насекомых-вредителей. Дело в том, что долго существовало мнение, будто паразитоиды более склонны к монофагии, чем хищники, обычно являющиеся полифагами. Паразитические насекомые отличаются одним важным признаком. Он состоит в том, что хищник, чтобы достичь половой зрелости, должен потребить более одной особи хозяина (жертвы), а паразитоид развивается полностью за счет одной особи хозяина. Мнение, что хищники более склонны к полифагии, чем паразитоиды, по-видимому, связано именно с этим явлением, поскольку высокоподвижного отдельного хищника часто можно заметить при передвижении от одного хозяина к другому, причем хозяева могут принадлежать к разным видам. Отдельная же незрелая особь паразитоида, напротив, постоянно и, как кажется, более тесно связана с одним видом-хозяином. Но дело в том, что у паразитических насекомых подвижность свойственна только взрослой стадии и, на самом деле, малозаметный акт откладки яиц может совершаться на большом количестве разных видов-хозяев. Так что на уровне вида паразитоид вполне может нападать на представителей столь же разнообразного набора хозяев, как и хищник. Отсюда следует, что в отношении специфичности между паразитоидами и хищниками разница невелика (Thompson, 1929). По мере все более детального изучения биологии разных паразитоидов все меньше и меньше видов остается в разделе строгих монофагов, и, наоборот, показано, что многие насекомые-хищники по крайней мере довольно ограничены в выборе жертвы (Thompson, 1929, 1951b).

Наиболее важные черты сходства между паразитоидами и хищными насекомыми состоят в том, что, во-первых, нападения тех и других практически всегда смертельны для жертвы или

хозяина и, во-вторых, в том, что действие обеих групп на популяцию обычно зависит от ее плотности. Мы уже говорили, что быстрая, сильная и положительная численная реакция на изменение плотности — наиболее важный признак эффективного энтомофага (разд. 2.3.1.3), и, видимо, этот признак присущ и паразитоидам и хищникам. На зависящую от плотности реакцию влияет ряд характеристик. Из них мы уже обсуждали специфичность к хозяину (жертве) и сделали вывод, что паразитоиды и хищники в данном отношении сравнимы между собой. Другие важные характеристики — это репродуктивный потенциал, способность к поиску хозяина или жертвы и способность к расселению. Для каждой из этих характеристик есть свои преимущества и у паразитоидов и у хищников, так что никак нельзя сказать, что одна группа превосходит другую.

Например, некоторые паразитические насекомые, такие, как акроцериды, некоторые мухи-тахины, хальциды-эухаритиды и веерокрылые, производят огромное количество потомства. Но способ поиска хозяина этим потомством крайне расточителен, и до взрослой стадии в следующем поколении доживает лишь сравнительно немного особей. Хотя у насекомых-хищников не бывает ничего подобного, их реальные репродуктивные возможности как группы вполне сравнимы с подобными возможностями паразитоидов. Сравнима и способность к поиску у этих двух групп. У паразитоидов поиск хозяина, как правило, производит высокоподвижная взрослая самка. Хищники обычно активно разыскивают жертв всю свою жизнь: на стадии незрелых особей они ищут жертв для питания, а взрослым жертвы нужны не только для питания, но и для того, чтобы вблизи от них отложить яйца. Каждая особь хищника находит и уничтожает некоторое число жертв, а каждая особь паразитоида убивает лишь одного хозяина, или в случае групповых паразитоидов несколько особей вместе убивают при своем развитии одну особь хозяина. Казалось бы, здесь хищники выходят вперед, но паразитоиды зато способны выживать при более низкой плотности хозяина: достаточно, чтобы на одного незрелого паразитоида был один хозяин, а хищнику требуется сравнительно много жертв в данном районе для развития одной особи. Способность к расселению паразитоидов и хищников примерно одинакова, хотя у хищников все стадии подвижны, в то время как расселение паразитоидов обеспечивается лишь очень подвижной взрослой стадией.

Паразитоиды и хищники — сборные группы, поэтому их жизненные стратегии очень разнообразны и нередко противоположны в одной группе, что делает очень трудным теоретическое рассмотрение сравнительной ценности этих двух групп как агентов биологического подавления вредных насекомых. При этом необходимо опираться на данные, полученные при сравнительных

интродукциях и в полевых опытах в каждом конкретном случае (Thompson, 1929; Doutt, DeBach, 1964). По-видимому, в обеих группах есть виды, способные дать нам нужные результаты. Некоторые авторы подчеркивают, что хищным насекомым уделяется незаслуженно мало внимания (Thompson, 1929; Doutt, DeBach, 1964; Sailer, 1971). Это мнение защищают авторы ряда обзоров, сравнивающих количество успешных случаев биологического подавления вредителей при использовании паразитоидов и хищников. Клаузен (Clausen, 1956) сообщает, что из 95 насекомых-энтомофагов, завезенных и акклиматизированных в США, 81 вид относится к паразитоидам. Суитмен (Sweetman, 1958) нашел, что из 103 энтомофагов, использованных во всем мире против насекомых-вредителей, 75 были паразитоидами. По оценке Де Баха (DeBach, 1964b), 18 из 24 программ интродукции, считающихся вполне успешными, основывались на паразитоидах. Мак-Гьюгэн и Коппел (McGugan, Coppel, 1962) обнаружили, что только один из 12 полезных видов, выпущенных и акклиматизированных в Канаде для борьбы с вредителями леса, был хищником. Паразитоиды, видимо, во всех случаях опережают хищников по полезности, но, возможно, эта статистика отражает скорее предпочтения энтомологов, чем действительные сравнительные достоинства паразитоидов и хищников. Так, из всех попыток подавления вредителей, перечисленных Де Бахом (DeBach, 1964b), 129 основывались на паразитоидах, 30 — на хищниках и 3 на комбинации тех и других; пересчитав на проценты, мы увидим, что, хотя хищники использовались только в 20% попыток, 25% случаев полного успеха дали именно хищники. Традиционное предпочтение, оказываемое при интродукции паразитоидам, вполне может объясняться сравнительной сложностью сбора хищников для ввоза. Как подчеркивает Томпсон (Thompson, 1929), в то время как вероятность обнаружить хищника в момент поедания жертвы при наблюдении, длящемся 10 мин, менее 1/100, за те же 10 мин легко собрать 100 личинок хозяина и позже вырастить из них немало паразитоидов, причем это не зависит от того, в какой момент они были собраны и когда были заражены.

2.3.3.5. Функциональная и численная реакции

Тесная связь между хищниками и их жертвами или паразитоидами и их хозяевами означает, что изменения плотности популяции одной группы отражаются на плотности популяции другой группы. Мы подчеркивали, что можно вызвать подавление популяции вредителя, если каким-то образом увеличить численность или эффективность естественных или интродуцированных врагов, связанных с ним. Этот тип взаимоотношений для нас наи-

более интересен, вместе с тем любопытно также рассмотреть влияние изменений плотности вредителя на поведение и размер естественных популяций врага.

Количество вредных насекомых, уничтоженных энтомофагами, зависит от двух отдельных, но связанных между собой факторов: от количества присутствующих паразитоидов или хищников и от количества вредных насекомых, убиваемых одним энтомофагом. Как показал Соломон (Solomon, 1949), увеличение плотности популяции вредного насекомого влияет на оба эти фактора. Насекомые-энтомофаги могут реагировать на увеличение плотности популяции хозяина (жертвы) увеличением собственной численности — это так называемая «численная реакция»; или при этом может увеличиваться число особей хозяина (жертвы), уничтожаемых каждой особью,— это так называемая «функциональная реакция». Не исключено, что обе реакции происходят одновременно.

Функциональные реакции являются первичными, они редко сами по себе способствуют регулированию популяции вредителя (Huffaker et al., 1971). Эти реакции обусловлены поведенческими и физиологическими процессами, свойственными энтомофагу, и происходят, как правило, за короткое время в пределах одного поколения. Согласно Холлингу (Holling, 1959, 1966), успешная функциональная реакция измеряется потреблением пищи и зависит от следующих факторов: скорости поиска, продолжительности времени, в течение которого жертва или хозяин открыты для нападения, продолжительности нападения, степени голода, от развития специфического образа искомого (т. е. от обучения энтомофага или заторможенности реакций насекомого-вредителя) и от конкуренции между энтомофагами, старающимися наиболее полно использовать имеющуюся популяцию насекомых-вредителей. Улучшение в использовании вредителя при увеличении его плотности может происходить у монофагов, олигофагов и полифагов, правда, у последних оно наименее вероятно, поскольку отдельный вид-вредитель составляет лишь небольшую часть нормального рациона такого энтомофага. Тем не менее более частые встречи с вредителем и обучение могут стимулировать естественного врага-полифага хотя бы на замену части его рациона этим видом-вредителем, ставшим легко доступным.

Численные реакции паразитоидов и хищников-энтомофагов обычно интересуют нас больше, чем функциональные, поскольку именно они чаще всего ответственны за подавление популяции вредителя (Huffaker et al., 1971). Это ясно хотя бы из того факта, что интродуцированные насекомые-энтомофаги обычно должны размножаться в течение не менее трех поколений, пока их

действие на популяцию вредителя станет заметным[1]. Но в общем реакции обоих типов взаимосвязаны, причем численная реакция обычно основана на предшествующей ей функциональной. Увеличение популяции вредителя вызывает функциональную реакцию у энтомофага за счет повышения частоты нападений и доли потребления особей этого вида вредителя. Увеличившееся потребление возросшего запаса пищи обычно приводит к изменению двух факторов численной реакции: во-первых, происходит резкое и непосредственное увеличение выживаемости энтомофага и, во-вторых, за ним следует значительное увеличение реальной скорости размножения (DeBach, Smith, 1941). Изменение третьего фактора численной реакции — кратковременное и быстрое увеличение местной популяции естественных врагов — связано с иммиграцией из окружающих районов, где пищи не так много. Суммарный эффект трех факторов численной реакции выражается в быстром и постоянном увеличении численности полезных организмов вслед за возрастающей доступностью хозяина или жертвы. Конечно, по мере уменьшения плотности местной популяции насекомого-вредителя (возможно, из-за деятельности его естественных врагов) факторы численной реакции могут измениться и к ним можно будет отнести такие отрицательные факторы, как эмиграция, уменьшение плодовитости и снижение выживаемости, связанные с уменьшившейся доступностью хозяев (жертв) для каждой особи; в результате популяция естественного врага сокращается.

Изучение подобных обратных связей между вредителем и естественным врагом — один из разделов науки о динамике популяций (разд. 2.2). Теоретически или математически этот вопрос рассматривали многие авторы (Bombosch, 1963; Morris, 1963b; Holling, 1966; van Emden, 1966; Mukerji, LeRoux, 1969; Griffiths, Holling, 1969; Scopes, 1969b; Tamaki et al., 1974), но, как считает Ройама (Royama, 1971), критически проанализировавший современное положение в этой области, мы находимся сейчас на сравнительно примитивной стадии описательной экологии и нам предстоит еще много узнать до того, как мы сможем правильно понять и использовать эти сложные биологические принципы себе на пользу.

---

[1] Относительно немногочисленная популяция интродуцированного энтомофага некоторое время приспосабливается к хозяину, «наращивает потенциал», т. е. проявляет функциональную реакцию, переходящую затем в численную. — *Прим. ред.*

Глава 3 ОРГАНИЗМЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В КЛАССИЧЕСКОМ МЕТОДЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОДАВЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Хорошо известно еще со времени самых ранних свидетельств об отношениях типа паразитоид — хозяин и хищник — жертва, что самый важный фактор, препятствующий организмам (в данном случае насекомым) захватить весь земной шар,— это смертельные схватки между ними. Многие насекомые-вредители, конкурирующие с человеком, повреждая или уничтожая его пищу и растительное волокно, хорошо заметны, в то время как полезные организмы, как правило, действуют скрытно и незаметно. Только когда размножение вредителей принимает размеры эпизоотии или когда новый вредитель попадает в ранее свободную от него область, становится заметным отсутствие или скудность полезных организмов. Меткалф и Флинт (Metcalf, Flint, 1932) писали: «Человек, видимо, никогда не сможет так сдерживать вредных насекомых, как это осуществляют дружественные ему насекомые». Этот взгляд сегодня справедлив не менее, чем тогда, когда он был высказан. Де Бах (DeBach, 1974) хорошо подчеркнул его правильность, сравнив количество *действительных* экономически важных насекомых-вредителей и количество *потенциальных,* сдерживаемых своими естественными врагами, с частями айсберга. Видимая верхушка айсберга, составляющая около 1% потенциальных насекомых-вредителей, может казаться огромной и впечатляющей, но она незначительна по сравнению с гигантской глыбой льда, невидимой для нас и представляющей 99% потенциальных вредителей, подавленных благодаря естественному регулированию.

Биологическое подавление вредных насекомых в его первичном, или классическом, смысле состоит в направленном использовании полезных организмов. Эти полезные организмы распадаются на несколько категорий: сюда входят беспозвоночные, такие, как паразитоиды, нематоды и хищные насекомые; патогенные микроорганизмы, такие, как вирусы, бактерии, грибы, риккетсии и простейшие; а также позвоночные хищники, такие, как птицы, рыбы, питающиеся насекомыми млекопитающие и амфибии.

Все эти категории или большая их часть, по отдельности или в комплексе дали примеры успешного подавления вредных насекомых. Из-за недостатка места, а также благодаря наличию многочисленных и подробных обзоров популярной в последнее

время области биологического подавления насекомых-вредителей мы рассмотрим отдельные группы организмов и их вклад главным образом лишь в общих чертах.

3.1. Паразитоиды

Многие годы термины «паразитические насекомые» и «паразитоиды» использовались как синонимы, хотя каждый автор немного изменял определение термина, приспосабливая его к своим нуждам. Мы также позволяем себе некоторую вольность, определяя паразитоида просто как насекомое, паразитирующее на членистоногом. Эскью (Askew, 1971) определяет протелических паразитов как насекомых, являющихся паразитами только на незрелых стадиях, а паразитоида — как особый случай протелического паразита, живущего на беспозвоночном хозяине, который при этом почти всегда гибнет. Мы введем в определение еще одно ограничение: речь пойдет о нападении не на всяких беспозвоночных, а только на членистоногих. В программах классического биологического подавления вредных насекомых паразитоидов обычно использовали в 2—4 раза чаще, чем хищников (разд. 2.3.3.4).

3.1.1. Таксономия

В своей ранней работе, перечисляя известные тогда группы паразитоидов, Суитмен (Sweetman, 1936) назвал 5 отрядов, включающих около 86 семейств, паразитирующих на членистоногих (в основном на насекомых). В работах Клаузена (Clausen, 1940) и Суитмена (Sweetman, 1958) можно найти подробные описания (взятые из литературы) встречающихся в природе взаимоотношений хозяин — паразитоид в большинстве отрядов и семейств насекомых, представляющих интерес для биологического подавления вредителей. Клаузен (Clausen, 1940) занимался в основном жизненными циклами, биологией и морфологией насекомых энтомофагов, а Суитмен (Sweetman, 1958) делал упор на те виды и группы животных, которые связаны с вредителями и используются или могут использоваться для их подавления.

К пяти отрядам, в которых известны паразитоиды, относятся Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Strepsiptera (Sweetman, 1958; Woods, 1974), но в биологическом подавлении вредных насекомых используются представители отрядов Hymenoptera и Diptera, особенно первые из них. Ключи для определения основных семейств этих двух отрядов можно найти в работе Шлингера и Доутта (Schlinger, Doutt, 1964).

Отряд Hymenoptera содержит примерно 200 000 видов, край-

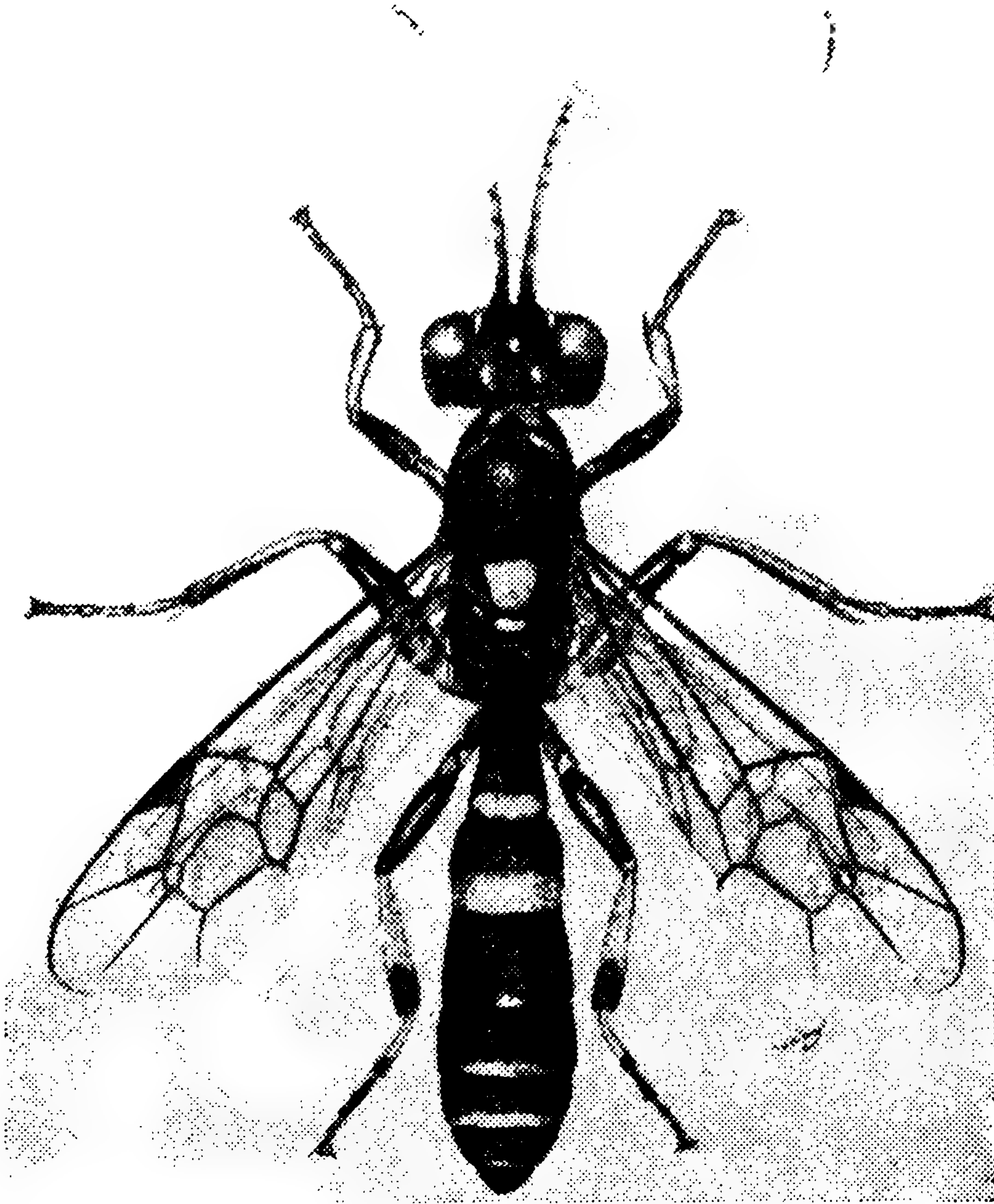


Рис. 2. Самка *Exenterus amictorius* (Panzer), первичного паразитоида из наездников. Живет на питающихся хвойными породами личинках пилильщиков сем. Diprionidae.

не различных по своей биологии (Askew, 1971). Впрочем, Керрич (Kerrich, 1960) считает, что только в подотряд Parasitica этого отряда входит 500 000 видов. Таунс (Townes, 1972) полагает, что описано лишь около 30% паразитических видов, а из этого числа сведения по биологии имеются лишь примерно для 3% видов. Согласно Клаузену (Clausen, 1940), примерно половина семейств, имеющих в своем составе энтомофагов, относится к паразитоидам, а виды, в основном используемые в классических программах биологического подавления вредных насекомых, относятся к надсемействам Ichneumonoidea (сем. Ichneumonidae и Braconidae) и Chalcidoidea (много семейств). Де Бах (DeBach, 1974) указывает, что интродуцированные перепончатокрылые паразитоиды обеспечили 66% всех успешных программ биологического подавления вредных насекомых.

В сем. Ichneumonidae входят в основном самые крупные из полезных перепончатокрылых, связанных с личинками и куколками вредителей, но в нем есть и много мелких видов. Ихневмонид можно отличить от близких родственников, принадлежащих сем. Braconidae, по жилкованию крыла. Ихневмониды, как правило, имеют две возвратные жилки, если же есть только одна, то их брюшко в три раза длиннее остальной части тела (Schlin-

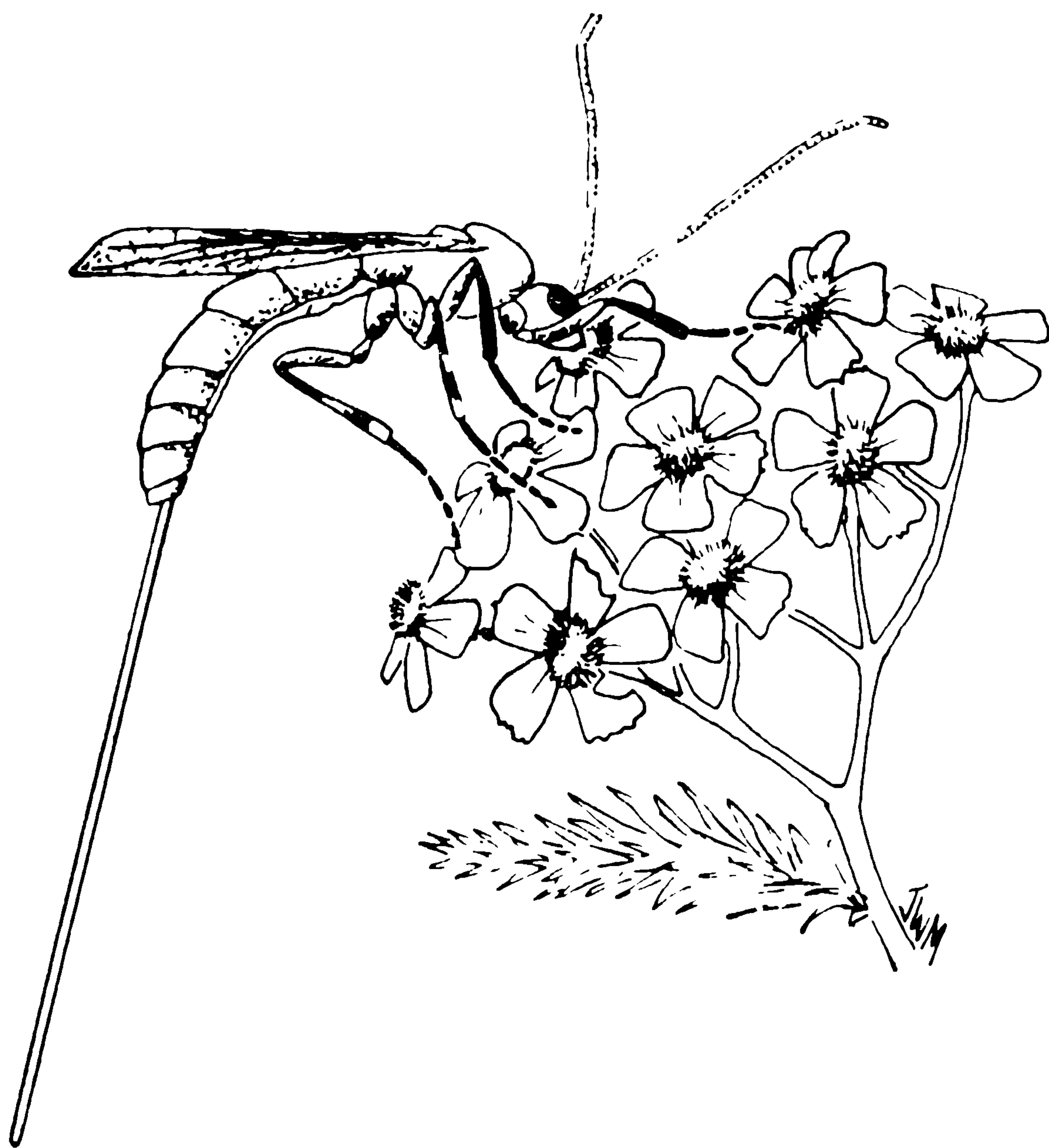


Рис. 3. Самка *Exeristes comstockii* (Cresson), первичного паразитоида из наездников, живущего главным образом на личинках побеговьюна. Размножению многих подобных паразитоидов способствует присутствие дикорастущих цветковых растений, которые используются ими как источники дополнительного корма.

ger, Doutt, 1964). Это обычно черные или желтовато-коричневые насекомые с точками или полосками белого, желтого или красного цвета, имеющие длинные нитевидные антенны. Вертлуги двучлениковые, средние и задние тазики часто увеличены. Брюшко чаще всего вытянутое, яйцеклад либо незаметен (рис. 2), либо имеет несколько сантиметров в длину (рис. 3) в зависимости от вида.

Браконииды в среднем, как правило, значительно мельче ихневмонид. Их передние крылья имеют одну возвратную жилку или совсем ее лишены. Окрашены они обычно не так ярко, как ихневмониды. По другим характеристикам они сходны с ихневмонидами, но их антенны обычно не столь нитевидны.

Надсем. Chalcidoidea включает много семейств паразитических перепончатокрылых, сюда входят самые мелкие и самые многочисленные из известных видов. Они имеют коленчатые антенны, а их пронотум по бокам не доходит до основания крыльев. Обычно тело насекомого не опушено или покрыто редкими волосками и имеет металлический оттенок. Брюшко короткое, почти округлое, стебелек очень тонкий. Крылья почти лишены жилок.

Как уже говорилось, двукрылые (отряд Diptera) занимают второе место после перепончатокрылых по важности в програм-

мах биологического подавления вредных насекомых. Клаузен (Clausen, 1940) указывает следующие семейства, включающие только паразитические виды: Cyrtidae, Nemestrinidae, Pipunculidae, Conopidae, Pyrgotidae и Tachinidae. Сем. Bombyliidae содержит в основном паразитические виды. В программах ввоза для подавления вредителей самую важную роль играет сем. Tachinidae. Согласно Эскью (Askew, 1971), всего известно около 1500 видов тахинид, но Стоун и сотр. (Stone et al., 1965) только в Северной Америке отметили 414 родов и 1281 вид.

Тахиниды внешне напоминают комнатных и мясных мух, но отличаются от них, как правило, голыми аристами и присутствием на основании брюшка крупных щетинок (Metcalf et al., 1962). Жилки часто не доходят до задних краев крыльев. Это обычно сильные насекомые с ногами, покрытыми многочисленными щетинками, некоторые виды ярко окрашены.

3.1.2. Биологические взаимоотношения

Биологические взаимоотношения между перепончатокрылыми и двукрылыми паразитоидами и хозяевами крайне разнообразны, и мы рассмотрим их здесь лишь в общих чертах.

3.1.2.1. Взаимоотношения с разными стадиями хозяина

Настоящие яйцевые паразитоиды — это особи, откладывающие свои яйца в яйца хозяина, из которых затем выходит потомство паразитоида. Видимо, наиболее известные примеры — это виды рода *Trichogramma,* которых часто используют, выпуская их методами наращивания и наводнения для борьбы со многими видами чешуекрылых хозяев. Виды *Ooencyrtus* (рис. 4) — тоже настоящие яйцевые паразитоиды различных чешуекрылых, в том числе вязовых пядениц рода *Ennomos.* В таблицах яйцевых паразитоидов обычно обозначают буквой *E.* Другие яйцевые паразитоиды, например бракониды *Chelonus annulipes* Wesmael, живущие на кукурузном мотыльке *O. nubilalis* (Hübner), откладывают яйца в яйца хозяина, но развитие и выход насекомых завершаются только после того, как хозяин достигает стадии гусеницы. Такие паразитоиды обозначаются E_L. Если такой паразитоид выходит из куколки хозяина, он обозначается E_P. Настоящие личиночные паразитоиды, например наездник *E. amictorius* (Panzer), обычно встречающийся на завезенном сосновом пилильщике *D. similis* (Hartig), и тахинида *Diplostichus lophyri* (Townsend), живущая на том же хозяине, откладывают яйца на личинки хозяина, а потомство их завершает развитие в этих личинках и выходит из них. Такие паразитоиды обозначаются буквой *L.* Другие паразитоиды, откладывающие свои яйца на

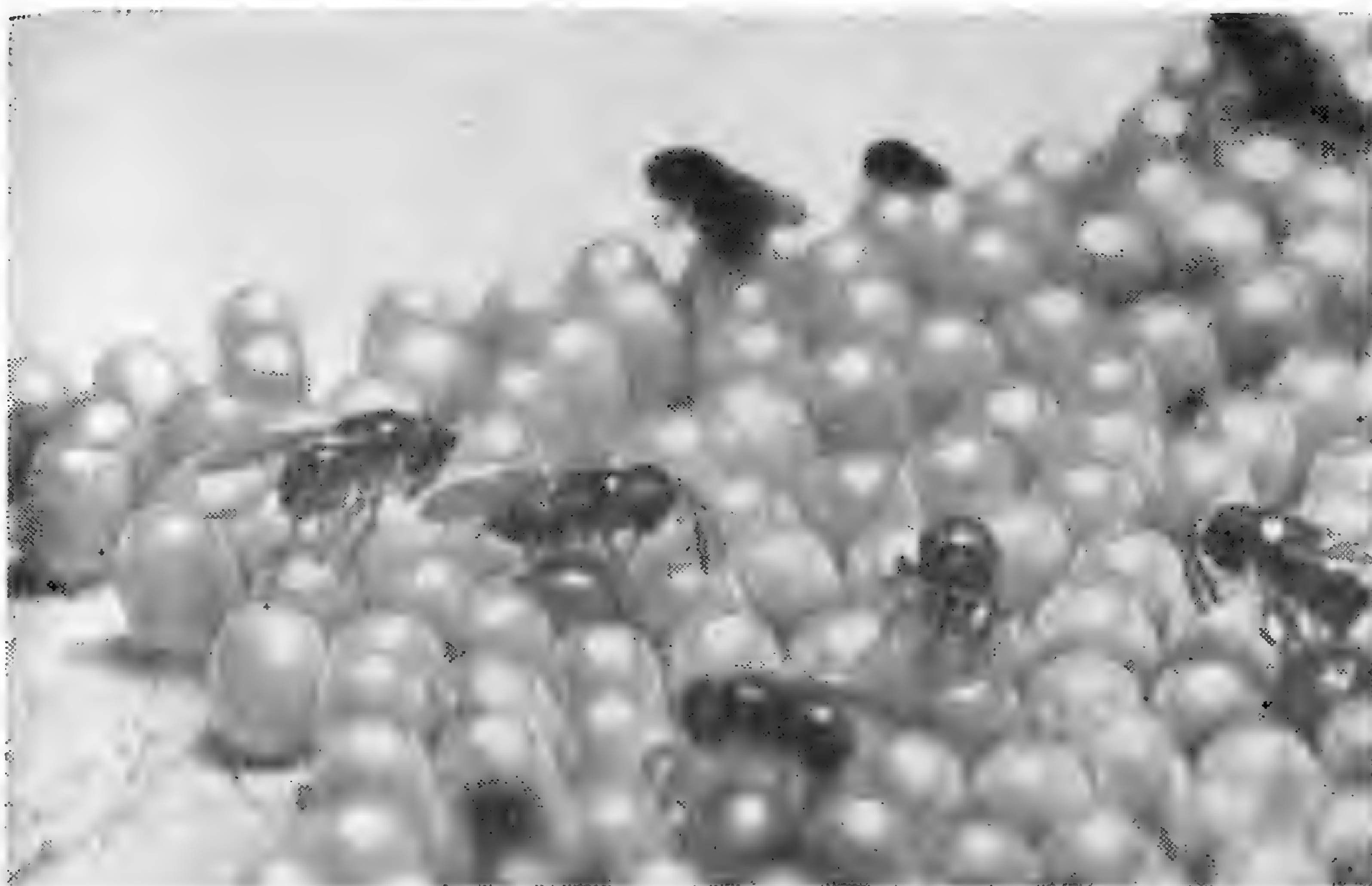


Рис. 4. Яйцекладущие самки яйцевого паразитоида *Ooencyrtus entomophagus* Yoshimoto (Chalcidoidea), нападающие на яйца несвойственного ему хозяина *Abbottana clemataria* (J. E. Smith). (С любезного разрешения А. Т. Drooz и G. F. Fedde, Лесная служба МСХ США.)

личинки хозяина, в них или вблизи от них, выходящие из куколок хозяина, обозначаются буквами *Lp*. К ним относятся, например, тахинида *Ceromasia auricaudata* Townsend, живущая на листовертке-почкоеде еловой *Choristoneura fumiferana* Clemens.

Настоящие куколочные паразитоиды, например хальцида *B. intermedia* Nees, паразитирующая на непарном шелкопряде *P. dispar* (L.), откладывают яйца в куколки хозяина и выходят из них же. Их обозначают буквой *P*.

Встречаются, хотя и нечасто, и паразитоиды взрослых хозяев. *Blaesoxipha kellyi* (Aldrich), паразитоид саранчи, откладывает личинку в хозяина на лету, и зрелая личинка выходит из мертвого имаго. Таких паразитоидов обозначают буквой *A*.

3.1.2.2. Взаимоотношения паразитоид — хозяин и паразитоид — паразитоид

Качественные взаимоотношения между паразитоидами и их хозяевами выражаются в различных формах паразитизма — некоторые из них уже были перечислены в разд. 3.1.2.1. Паразитоиды бывают одиночными; каждая особь в этом случае способна завершить свое развитие в одиночку в хозяине или на нем, что мы наблюдаем у многих крупных наездников, например у



Рис. 5. Обреченная личинка *Darapsa myron (Cramer)* с коконами группового эндопаразитоида из браконид *Apanteles congregatus.*

E. amictorius, живущего на завезенном сосновом пилильщике. Они могут быть групповыми; это значит, что несколько особей потомства завершают свое развитие на одном хозяине или в нем. Примеры: *Apanteles congregatus* (Say), живущий на гусеницах бражника (рис. 5), или *D. fuscipennis* (Zetterstedt), живущий на пилильщике еловом общественном *Gilpinia hercyniae* (Hartig). Более высокую ступень группового паразитизма представляют паразитоиды, откладывающие в хозяина одно или всего несколько яиц, из которых затем развиваются сотни или тысячи особей паразитоида. Таковы виды, обладающие полиэмбрионией, часто предлагаемые как кандидаты для участия в программах биологического подавления вредных насекомых. Это, например, браконида *Macrocentrus gifuensis* Ashmead, паразитоид кукурузного мотылька *O. nubilalis.* Среди энциртид, пластигастерид и дриинид тоже есть виды с таким способом размножения (Clausen, 1940). И одиночные, и групповые паразитоиды могут быть эндопаразитоидами или эктопаразитоидами — первые завершают развитие внутри хозяина, вторые питаются, находясь на нем снаружи. *Itoplectis conquisitor* (Say), например — одиночный эндопаразитоид завезенного в Америку соснового пилильщика, а *D. fuscipennis* — групповой эктопаразитоид. Эндопаразитоиды тлей часто выходят из хозяина через отверстие с откидной крышечкой, прорезаемое в брюшке хозяина (рис. 6).

Упомянем еще несколько терминов, связанных с взаимоотно-



Рис. 6. Мумифицированная тля, из которой через отверстие с откинутой крышечкой вышел перепончатокрылый эндопаразитоид. (С любезного разрешения J. Baker, Висконсинский университет.)

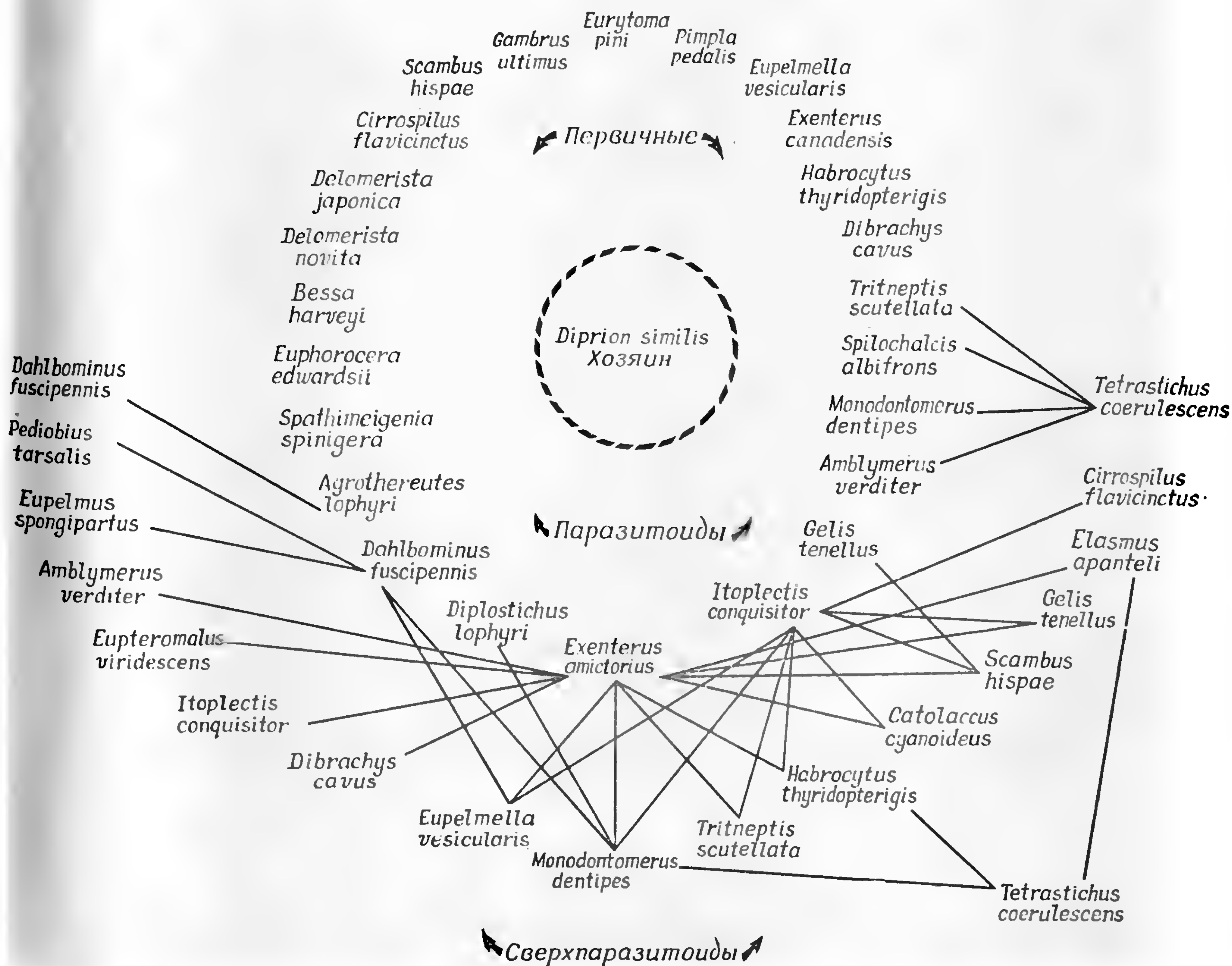


Рис. 7. Взаимоотношения между видами паразитоидов, ассоциированными с завезенным пилильщиком *Diprion similis* (Hartig) в штате Висконсин (США).

шениями в пищевых цепях, которые часто используются в программах биологического подавления вредных насекомых, особенно когда речь идет об интродукции, методах распространения подавляющих агентов и контроля результатов. Наиболее интересны для нас так называемые первичные паразитоиды, т. е. насекомые, кормящиеся на виде-вредителе или внутри него независимо от его местообитания. Изучая завезенного в США соснового пилильщика (рис. 7), мы нашли 24 первичных паразитоида, в том числе и перепончатокрылых, и двукрылых. Некоторые из первичных паразитоидов изредка выступали также как вторичные, например *I. conquisitor* и *Amblymerus verditer* (Norton), паразитировавшие на *E. amictorius* (Coppel et al., 1974). Другие паразитоиды всегда бывают только вторичными или третичными. Все паразитоиды, находящиеся выше первого (первичного) уровня, называются сверхпаразитоидами, т. е. паразитоидами паразитоидов. Исследования сверхпаразитоидов еловой листовертки-почкоеда показало, что *A. verditer* уменьшает выход важного первичного паразитоида *Phytodietus fumiferanae* Rohwer из его коконов примерно на 15%. Мы выращивали третичного паразитоида *Tetrastichus coerulescens* (Ashmead) на вторичном *Habrocytus thyridopterigis* Howard, которого разводили на первичном паразитоиде пилильщика *I. conquisitor* (рис. 7). Многие из сверхпаразитоидов паразитируют непосредственно на своих хозяевах, например *A. verditer*, упомянутый выше, паразитирующий на коконах *P. fumiferanae*, а другие действуют косвенным путем, откладывая яйца на насекомом-хозяине, на котором уже присутствует другой паразитоид, в нем или вблизи от него. Пример последнего типа — *Perilampus hyalinus* Say, часто выявляемый первичный паразитоид пилильщика *Neodiprion swainei* Middleton; он может быть и сверхпаразитоидом либо на эндопаразитоиде тахиниде *Spathimeigenia spinigera* Townsend, либо на наезднике *Olesicampe lophyri* (Riley), если они встретятся на одном и том же хозяине (Tripp, 1962).

Перезаражение — это явление, при котором в хозяине или на нем образуется большее число особей какого-то паразитоидного вида, чем хозяин может поддерживать. Многочисленные паразитоиды обычно появляются в результате повторных нападений на хозяина разных самок одного вида. Это часто наблюдается в природе на личинках соснового пилильщика, каждая из которых может нести несколько макротипических яиц тахиниды *D. lophyri*. Хотя из всех яиц выходят личинки, которые проникают через покровы хозяина, до взрослой стадии доживает только одна из них. Подобная же ситуация встречается у перепончатокрылых паразитоидов, правда, многие из них избегают перезаражения, так как способны отличать уже зараженных хозяев от еще незараженных либо по запаховым меткам, остав-

ленным яйцекладами самок, которые уже отложили яйца в хозяина, либо органами чувств, которые расположены на яйцекладе (Askew, 1971). Групповые паразитоиды тоже страдают от перезаражения: если их соберется слишком много в одном хозяине, то размер взрослых особей может уменьшиться, а смертность увеличиться.

Множественный паразитизм (мультипаразитизм) — это ситуация, при которой в одном или на одном и том же хозяине в одно и то же время встречаются особи двух или нескольких видов паразитоидов. В результате одна из особей гибнет из-за прямых схваток, помех развитию или какого-либо другого фактора смертности, но не из-за сверхпаразитизма. Многие из тахинид, первичных паразитоидов еловой листовертки-почкоеда, конкурируют с паразитоидами-наездниками в случае как внутреннего, так и наружного заражения. Гусеницы листовертки-почкоеда, на которых видны наружные паразитоиды *P. fumiferanae,* часто содержат и внутренних паразитоидов — тахинид родов *Lypha, Omotoma* и *Madremyia.* Последний, всегда самый конкурентоспособный, может уменьшить эффективность *P. fumiferanae* почти на 3% (Coppel, 1952). Другая форма множественного паразитизма — так называемый клептопаразитизм — выражается в том, что какой-то паразитоид предпочитает пиратским образом нападать на хозяина, уже зараженного паразитоидом другого вида. Артур (Arthur, 1961) подробно описывает клептопаразитические повадки *Eurytoma pini* Bugbee на побеговьюне зимующем *Rhyacionia buoliana* (Schiffermüller). Самки *E. pini* откладывают яйца только на тех гусеницах побеговьюна, которые уже обездвижены первичными паразитоидами.

Аутопаразитизм, или адельфопаразитизм,— это способ развития, при котором паразитоиды используют в качестве хозяина особей своего собственного вида и выкармливают на них часть потомства. Пример такой ситуации — развитие *Encarsia formosa* Gahan, первичного эндопаразитоида тепличной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, самцы которого развиваются как внутренние сверхпаразитоиды личинок самок собственного вида в тех случаях, когда белокрылка становится редкой (Gerling, 1966). Встречаются такие виды и среди афелинид в родах *Coccophagus* и *Prospaltella* (Askew, 1971), но здесь эти связи гораздо сложнее (Flanders, 1959b).

Следует упомянуть еще несколько категорий взаимоотношений паразитоид — хозяин. Некоторые паразитоиды, называемые монофагами, специфичны к одному конкретному хозяину. Например, паразитоид-наездник *M. tenthredinis* Morley считается специфичным к лиственничному пилильщику *P. erichsonii* (Hartig) (McGugan, Coppel, 1962). Другие паразитоиды связаны с несколькими, часто близкородственными между собой хозяева-

ми (например, видами одного рода). Их называют паразитоидами-олигофагами или стенофагами. Например, *E. amictorius* — это наездник-паразитоид питающихся хвойными породами пилильщиков из родов *Diprion* и *Neodiprion* (Coppel, Benjamin, 1965). Третья категория — паразитоиды-полифаги, способные развиваться на множестве разных хозяев. Например, *Compsilura concinnata* (Meigen), паразитоид из тахинид, ввезенный для борьбы с непарным шелкопрядом, был отмечен примерно на 200 хозяевах (Clausen, 1956). Сходное положение и у паразитоида-наездника *I. conquisitor,* которого удалось вырастить примерно на 100 хозяевах. Многие из олигофагов и полифагов гетероксенны, т. е. для завершения нескольких поколений каждый год им требуется смена хозяев. Так, тахинида *C. auricaudata* в канадской провинции Британская Колумбия перезимовывает в куколке такого хозяина, как американская белая бабочка *Hyphantria cunea* (Drury), а весной в норме нападает на моновольтинную еловую листовертку-почкоеда *C. fumiferana.* Листовертка-почкоед перезимовывает в зимовочном убежище в виде гусеницы первого возраста, поэтому осеннему поколению *C. auricaudata* приходится сохраняться на другом хозяине (Coppel, 1947). Моноксенные паразитоиды, напротив, требуют для развития только хозяина одного вида, например *E. amictorius* (хозяин — завезенный в Америку сосновый пилильщик) и *Drino bohemica* Mesnil, тахинида, паразитирующая на еловом общественном пилильщике. У одного вида хозяин имеет два поколения в год (поливольтинный), у другого — только одно (моновольтинный), и развитие обоих паразитоидов прекрасно синхронизировано с жизненными циклами хозяев.

3.1.3. Жизненные циклы некоторых паразитоидов

Биология паразитоидов отличается удивительным разнообразием. Особенно это верно в отношении перепончатокрылых паразитоидов, а в какой-то степени и в отношении двукрылых, используемых в программах биологического подавления насекомых-вредителей. Иметь по возможности полные данные по биологии — важнейшее условие успеха любой такой программы. Много информации уже собрано в прекрасных обзорах Суитмена (Sweetman, 1936, 1958), Клаузена (Clausen, 1940), Де Баха (DeBach, 1964a), Суона (Swan, 1964) и Эскью (Askew, 1971). Как считают некоторые авторы, энтомологам известно, возможно, 33% всех существующих видов насекомых в их взрослых формах, но все стадии развития известны менее чем у одного процента. Таким образом, накопление биологических данных сильно отстает от накопления данных по таксономии, и необходимость в изучении биологии очевидна. Здесь мы рассмотрим

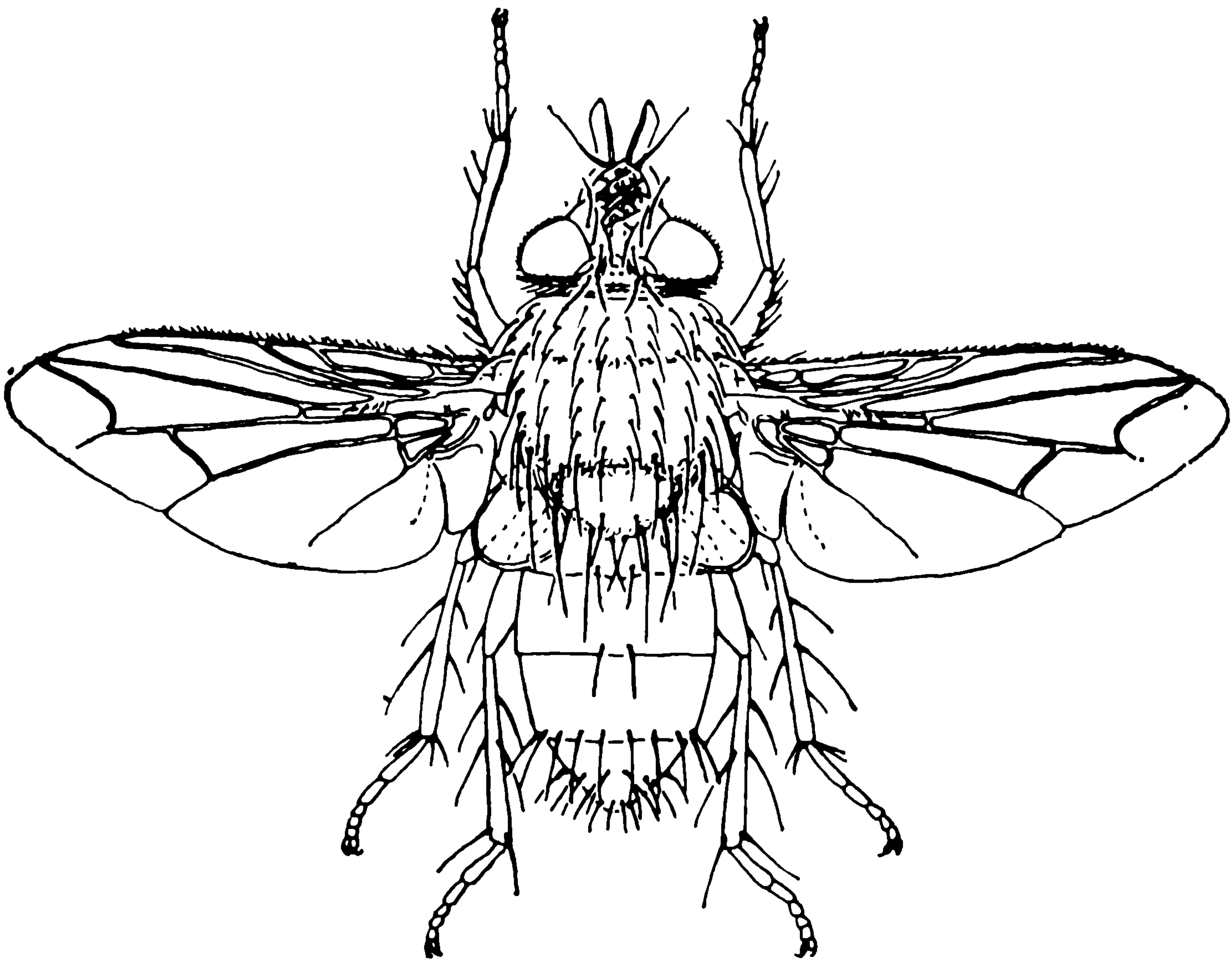


Рис. 8. Самка тахины *Diplostychus lophyri* (Townsend), первичного одиночного эндопаразитоида личинок пилильщиков.

жизненные циклы нескольких паразитоидов, где предстанут во всей сложности их взаимоотношения с хозяевами.

3.1.3.1. *Diplostychus lophyri* (Townsend) (Diptera: Tachinidae)

D. lophyri (=*Phorocera hamata* Aldrich et Weber) (рис. 8) — первичный одиночный эндопаразитоид поздних личиночных стадий пилильщика; он является типичным представителем тахинид. Взрослые особи, разумеется, свободноживущи — они разыскивают хозяев, на которых откладывают свои макротипические яйца. Самка откладывает жизнеспособные яйца только после спаривания. В лаборатории продолжительность жизни имаго — примерно 34 дня. Между спариванием и откладкой яиц проходит 6,5 дня, за это время яйцо развивается (Baldwin, Coppel, 1949). Откладка происходит быстро, при этом яйцо обычно попадает в складку покрова хозяина под прямым углом к продольной оси личинки. Эмбриогенез происходит после откладки яйца и за 48 ч личинка пробуравливает тонкий вентральный хорион яйца и покровы хозяина. В месте внедрения образуется дыхательная воронка, увеличивающаяся по мере роста личинки паразитоида. Личинка последнего возраста выходит через дыхательную воронку и начинает продвигаться через жизненно важные органы и

ткани хозяина, уничтожая их. Личинка первого возраста метапнейстична и имеет на задней поверхности последнего сегмента брюшка два маленьких дыхальца, а во втором и третьем возрасте она амфипнейстична и имеет передние и задние дыхальца. Паразитоид зимует обычно в виде личинки второго возраста внутри хозяина, а следующей весной завершает развитие. Зрелая личинка, перед тем как окуклиться внутри кокона хозяина, выполняет любопытную функцию: она мигрирует к переднему концу кокона и своими ротовыми крючками делает там круговую бороздку. Это позволяет взрослому паразитоиду, надув лобный пузырь, выбить образованную личинкой крышечку и выйти из хозяина (Baldwin, Coppel, 1947). *D. lophyri* может быть моновольтинным и поливольтинным в зависимости от хозяина и климатических условий. При его размножении на втором поколении *D. similis* в Висконсине мы отметили огромный процент гибели потомства. Это произошло из-за того, что паразитоиды, видимо не способные воздержаться от откладки яиц, отложили много яиц на личинках пилильщика в предпоследнем возрасте. Линяя на последний возраст перед окукливанием, хозяева сбрасывали личинок *D. lophyri* вместе со сброшенным покровом, и паразитоиды гибли.

Есть много отклонений от такого цикла. Некоторые двукрылые паразитоиды, например *C. auricaudata* (Coppel, Maw, 1954), откладывают микротипические яйца на листву, которую позже поедают насекомые-хозяева. Такие виды, как *C. concinnata*, откладывают внутрь хозяев живых личинок (Clausen, 1940), другие откладывают личинок на поверхность почвы или листа. Личинки должны активно разыскивать хозяев, как у Dexiinae, или самка должна откладывать их вблизи от хозяев, как у Macquartinae (Askew, 1971). Способ зимовки тоже может быть самым разным. Большинство видов покидает останки хозяина и образует пупарии в почве, как, например, *Omotoma fumiferanae* (Tothill) (Coppel, Smith, 1957). Некоторые виды, например *D. bohemica*, перезимовывают в виде личинки первого возраста обычно в продольной мускулатуре хозяев, находящихся в состоянии диапаузы. Мелкие личинки, не имеющие дыхательной воронки, поглощают кислород всей поверхностью тела. Позднее, когда их размеры увеличиваются, они могут получать необходимый воздух, разрывая трахеи или воздушные мешки хозяина или даже пробуравливая отверстия наружу через его покровы.

3.1.3.2. Itoplectis conquisitor (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidea: Ichneumonidae)

I. conquisitor (рис. 9) — распространенный в Северной Америке местный паразитоид, хорошо приспособленный ко многим



Рис. 9. Самка ихневмониды *Itoplectis conquisitor* (Say), первичного одиночного эндопаразитоида различных Lepidoptera, Coleoptera и Hymenoptera, откладывающая яйца в куколку металловидки капустной *Trichoplusia ni (Hübner)*. (С любезного разрешения Graphics Unit, Canada Agriculture.)

чешуекрылым хозяевам. Таунс (Townes, 1944) нашел его примерно на 82 видах Lepidoptera и на одном виде Coleoptera. Его многократно выводили из завезенного в США соснового пилильщика (перепончатокрылый хозяин; Mertins, Coppel, 1971) и отмечали как сверхпаразитоида в коконах наездников и браконид (Townes, Townes, 1960; Mertins, Coppel, 1971). Свободноживущие имаго разыскивают хозяев в стадии куколки или перед окукливанием и откладывают в них яйца. *I. conquisitor* — первичный одиночный эндопаразитоид-полифаг. В провинции Онтарио он может давать до 5 поколений в год (Arthur, 1965), так что ему требуется смена хозяев. Согласно Артуру (Arthur, 1963), недавно вышедшие самки обычно охотно спариваются с более старыми самцами, и спаривание может продолжаться 20—30 с. Период созревания яиц до их откладывания длится 8—10 дней. В лаборатории при наличии свежих куколок самки продолжают откладывать яйца до самой смерти. Неоплодотворенные самки дают в потомстве только самцов (арренотокия). В яичниках самок, выходящих из хозяев, присутствуют 10—20 совершенно развитых яиц, но созревание новых яиц задерживается до того момента, когда самка проколет куколку хозяина и напитается ее содержимым (Arthur, 1963). Лейюс (Leius, 1961) сообщает,

что для откладки одного яйца самка прокалывает куколки 5—6 раз. Продолжительность жизни и плодовитость самок увеличивается при добавочном подкармливании их углеводами и пыльцой. Выращенные в лаборатории самки живут в среднем 56 дней, самцы — 29. Сколько бы яиц ни было отложено в одного хозяина, до взрослой стадии доживает только один паразитоид. За 6—12 дней личинки проходят через 5 возрастов, а все развитие личинки и куколки занимает в среднем 15—16 дней. В потомстве слегка преобладают самки; их доля обычно зависит от размера хозяина: более крупные куколки хозяина дают преимущественно самок, а более мелкие — самцов.

В надсем. Ichneumonidea входят виды, значительно отличающиеся по своей биологии от только что описанного *I. conquisitor*. Мэтьюз (Matthews, 1974) рассмотрел общую биологию браконид, а Таунс (Townes, 1972) — ихневмонид. *I. conquisitor* не нуждается в длинном яйцекладе, поскольку обычно ему приходится протыкать яйцекладом только интегумент куколки хозяина (рис. 9). Но видам, нападающим на личинок и куколок, скрытых в норках, коконах или под слоем древесины в несколько сантиметров, требуются длинные яйцеклады, чтобы доставать до хозяев. Так, *Megarhyssa* sp. кладет яйца в сверлящих дерево личинок перепончатокрылых, а *Exeristes comstockii* (Cresson) (рис. 3) — в личинок соснового побеговьюна, живущих в почках. Такие виды, как *E. amictorius,* не имеют видимого выдвигаемого яйцеклада (рис. 2) и частично внедряют свои яйца в покровы хозяина. Яйцеклады часто используются и не по прямому назначению. Например, самка эктопаразитоида *P. fumiferanae* использует свой яйцеклад, чтобы укалывать личинок листовертки-почкоеда еловой и обездвиживать их примерно на 15 мин. За это время она успевает выбрать наиболее подходящий для откладки яиц участок тела личинки. В личинку хозяина внедряется только стебелек яйца, служащий своеобразным якорем для развивающихся личинок паразитоида. Другие виды вызывают у хозяев постоянный паралич. Некоторые паразитоиды-бракониды, например *Habrobracon brevicornis* (Wesmael), образуют питательную трубку, через которую они всасывают жидкости тела хозяина, выделяющиеся после укола яйцекладом (Genieys, 1925).

И браконидам, и ихневмонидам свойственна полифагия. Тем не менее Эскью (Askew, 1971) удалось установить у многих подсемейств предпочтение к определенным хозяевам. Так, к Rogadinae относятся в основном одиночные эндопаразитоиды гусениц чешуекрылых, к Scolobatinae — в основном эндопаразитоиды личинок пилильщиков и т. д. Количество поколений в год может изменяться в зависимости от климатических условий и наличия хозяина. Разные паразитоиды зимуют в разных стадиях жизненного цикла, и для выживания совершенно необходима

синхронность циклов паразитоида и хозяина. Известны виды, зимующие на личинках ранних или поздних возрастов, например *Glypta fumiferanae* (Viereck) и *Scambus hispae* (Harris). На стадии куколки зимует, например, *Aphidius fabarium* Marsh, а на стадии имаго — *Phaeogenes hariolus* (Cresson).

3.1.3.3. Perilampus hyalinus Say (Hymenoptera: Chalcidoidea: Perilampidae)

P. hyalinus — считавшийся раньше малоэффективным паразитоид из надсемейства, включающего виды с крайне разнообразными взаимоотношениями с хозяином, морфологическими характеристиками и особенностями поведения. *P. hyalinus* известен и как первичный, и как вторичный паразитоид, но его роль как первичного паразитоида до недавнего времени недооценивали. Трипп (Tripp, 1962) отметил, что *P. hyalinus* — самый многочисленный паразитоид, выходящий из коконов пилильщика *N. swainei* в провинции Квебек, а мы пришли к тому же заключению в отношении коконов *Neodiprion lecontei* (Fitch), собранных в штате Висконсин в 1974 г. Взрослые паразитоиды, видимо, привлекаются колониями питающихся личинок пилильщика, так как они всегда откладывают яйца вблизи от этих колоний. Интересно, что Трипп (Tripp, 1962) не встречал яиц, отложенных далее чем в 30 см от питающихся личинок. Яйца откладываются у основания сосновых иголок, обычно два яйца на одну иголку, и приклеиваются слизистым веществом. Личинки пилильщика питаются старой хвоей, на которой находятся яйца паразитоида. В природе личинки паразитоида выходят из яиц через 8—10 дней, как раз в то время, когда на месте откладки яиц оказываются питающиеся личинки пилильщика третьего возраста. Личинки паразитоида первой стадии — планидии, — освободившись от хориона, как правило, остаются торчать на иголках, пока к ним не прикоснется личинка хозяина. Они способны к ограниченной подвижности. Как только планидия коснется хозяина, она прикрепляется к нему и некоторое время остается снаружи, но вскоре проникает в гемоцель. Там планидии остаются, пока хозяин образует кокон и зимует в своей предкуколочной стадии. Диапауза планидии нарушается, видимо, когда у личинки хозяина начинается гистолиз. В это время личинка *P. hyalinus* покидает свою внутреннюю среду и начинает наружное питание. Она быстро растет, затем линяет на второй возраст и приобретает типичный гименоптероидный облик. Эта хальцида имеет четыре личиночных возраста, и в последнем из них защитная оболочка или кокон не выделяется. Личинка обычно лежит, тесно прижавшись к личинке хозяина, и в этом положении окукливается. В лаборатории развитие от планидии до

имаго занимает 29 дней. Полностью сформировавшиеся особи прогрызают в коконе хозяина неровное отверстие и выходят наружу. Соотношение полов близко к 1 1, с небольшим преобладанием самок. Продолжительность жизни имаго 2—5 нед. Трипп (Tripp, 1962) указывает, что сверхпаразитизм у *P. hyalinus* редок и не более 5% всех особей становятся вторичными паразитоидами. Болдуин и Коппел (Baldwin, Coppel, 1949), напротив, считают *P hyalinus* серьезным сверхпаразитоидом, сокращающим эффективность первичного паразитоида из тахинид *D. lophyri.*

Мы уже отмечали крайнее разнообразие представителей Chalcidoidea. Их хозяева относятся по большей части к Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera и Hemiptera. Часть семейств специфична к определенным группам хозяев: так, Leucospidae паразитируют, видимо, только на одиночных пчелах, а Eucharitidae на муравьях (Askew, 1971). Трихограмматиды, мимариды и многие ооэнциртиды — яйцевые паразитоиды. Что касается количества поколений в год, способа перезимовывания и репродуктивных особенностей, то Chalcidoidea по разнообразию в общем сравнимы с Ichneumonoidea (Clausen, 1940). Chalcidoidea не раз были крайне важными компонентами в программах биологического подавления вредных насекомых.

3.1.4. Программы массового разведения отдельных паразитоидов

Всякая попытка массового разведения паразитоидов с целью последующего выпуска требует большого внимания к мелочам, и здесь стоит повторить наш призыв: «знай свое насекомое». Необходимо ознакомиться с общей биологией паразитоида, особенно с повадками при спаривании, получить сведения о периоде питания перед откладкой яиц, периоде откладки яиц, продолжительности жизни, соотношении полов, требованиях к пище и влажности, предпочитаемом хозяине.

При массовом разведении различных паразитоидов часто удается в случае трудности получения естественных хозяев использовать неестественных, или виды-заменители (Simmonds, 1944, 1966). Следующий шаг — перевод паразитоидов на искусственный рацион. В одной из ранних работ такого рода (House, Traer, 1949) для питания саркофагид *Agria housei* Shewell (=*Pseudosarcophaga* или *Agria affinis auct nec* Fallén), предназначенных для массового выпуска, использовались свиная печень и рыба. С этого началось исследование пищевых потребностей *A. housei,* в результате которого Хауз и сотр. (House, 1958; Vanderzant, 1974) составили рационы с определенным содержанием различных веществ. Позже появились синтетические питательные среды с известным химическим составом для перепончатокры-

лых паразитоидов. Здесь первый успех был достигнут с *I. conquisitor,* наездником-эндопаразитоидом, выращенным в аксенической культуре (Yazgan, House, 1970). Йазгану (Yazgan, 1972) удалось довести до стадии имаго с нормальной плодовитостью 62% вышедших из яиц личинок. Томпсон (Thompson, 1975) выращивал эндопаразитоида из ихневмонид *Exeristes roborator* (F.) в асептических условиях на меридных и голидных средах с известным химическим составом, при этом выживаемость составляла около 80%. Гоффман и др. (Hoffman et al., 1975) недавно впервые успешно довели развитие яйцевого паразитоида — *Trichogramma pretiosum* Riley — от яйца до имаго in vitro, а сейчас изучают возможность прохождения полного цикла развития (от яйца до яйца) на яйцах искусственного хозяина. Хауз (House, личное сообщение) заливает среду для развития *I. conquisitor* в трубочки из тонкой резины, запечатанные парафином. Самки откладывают яйца в этих искусственных хозяев, личинки выходят из яиц и полностью развиваются. Хауз разрабатывает методы поддержания асептичности, стимуляции откладки самками яиц и способы осторожного обращения со зрелыми личинками. Эти проблемы еще далеки от разрешения, но методика использования искусственных хозяев кажется очень многообещающей.

В том случае, если не найден искусственный или синтетический источник пищи, требуется также основная информация о биологии насекомого-хозяина, которого мы собираемся использовать. Успехи, достигнутые в разработке искусственной пищи для разведения насекомых-хозяев или насекомых-жертв, уже значительны. Многочисленные примеры, имеющиеся в литературе, собраны в разнообразных обзорах, по стилю часто напоминающих поваренные книги (Smith, 1966; House, 1967; House et al., 1971; Singh, 1974).

Необходимо постоянно предупреждать любое загрязнение культуры, защищать материал, предназначенный для размножения и выпуска, от вредных условий среды и стремиться к максимально рентабельному выпуску здоровой продукции (Finney, Fisher, 1964). А для всего этого крайне важно, чтобы работа велась под надзором высококвалифицированных исследователей, специалистов в этой области. Крупномасштабное разведение паразитоидов предпринимается в тех случаях, когда из страны происхождения трудно получить крупные собранные в поле популяции, когда нам требуются большие количества насекомых для быстрого распространения по обширным районам или когда желательно повторять колонизацию паразитоидов ежегодно или часто. Этот последний прием применяется для борьбы с быстро размножающимися или постоянно мигрирующими в защищаемую область вредителями, а также при низкой выживаемости паразитоидов во время смены генераций (Baird, 1940). Боль-



Рис. 10. Лаборатория паразитологии Канадского доминиона была расположена в этом специально спроектированном здании для карантина и размножения насекомых в Белвилле, Онтарио (Канада) с 1936 по 1972 г. (С любезного разрешения Graphics Unit, Canada Agriculture.)

шинство программ массового разведения должно проводиться в карантинном режиме, для чего требуется сложное оборудование: специальное здание, приборы для поддержания постоянной влажности и температуры, инкубационные и холодильные камеры, специальные садки и оборудование для каждого содержащегося здесь полезного или вредного вида (Fisher, 1964; Finney, Fisher, 1964). Канадское учреждение для массового разведения, называвшееся сначала Лабораторией паразитологии Канадского доминиона (рис. 10),— пример одного из многих таких учреждений, работающих по всему миру. Оно было организовано в 1936 г. и, к сожалению, закрыто в 1972 г. В этом учреждении имелось специальное оборудование и был персонал для проведения различных этапов исследования и массового разведения. Сотрудники его занимались также конструированием оборудования (Nicholls, 1963) для всех этапов работы с хозяевами, жертвами и видами-энтомофагами.

Опустошения, нанесенные еловым общественным пилильщиком лесам на востоке Северной Америки, побудили интродуцировать и размножать для выпуска его первичных паразитоидов. Разведение двух из них — *D. fuscipennis* (Eulophidae) и *D. bohemica* (Tachinidae) — дает хороший пример использования разнообразных методик разведения, поэтому мы кратко их рассмотрим.

3.1.4.1. *Dahlbominus fuscipennis* (Zetterstedt) (Hymenoptera: Eulophidae)

D. fuscipennis — групповой эктопаразитоид пилильщиков, принадлежащих главным образом к родам *Diprion* и *Neodiprion.* Его биологию изучили Моррис и Камерон (Morris, Cameron, 1935). Этот вид разводился для выпуска в Канаде и США. Исходные популяции были пересланы в Канаду из Европы, а их потомство затем передано специалистам на востоке США. Клаузен (Clausen, 1956) сообщает, что в США было выпущено более 230 млн. особей, а в Канаде (McGugan, Coppel, 1962) — почти 900 млн. Поскольку *D. fuscipennis* заражает хозяина через кокон, для программы разведения необходимо было получить большое количество здоровых коконов. Вначале их собирали в районах сильного заражения еловым общественным пилильщиком. Позже, когда его численность упала, пришлось собирать личинки других видов, например *N. lecontei,* и выращивать их, получая коконы. Самки охотно использовали этих подходящих хозяев для откладки яиц. Перед использованием коконы очищались от мусора и пропускались через зерноочистительную машину, которая удаляла мертвые и пустые коконы. Здоровые коконы обваривали, помещая их на 3 мин в воду с температурой 58°С. Подобная обработка парализует личинок и частично денатурирует их белки, так что развития личинки до взрослой стадии не происходит, а развитие паразитоидов может продолжаться.

Хотя техника разведения была простой, она требовала большого количества персонала и строгого внимания к деталям. Обваренные коконы подсушивали и на них переносили из садка для разведения самок *D. fuscipennis.* Когда самка выбирала кокон, ее удаляли вместе с ним и помещали в небольшой бюкс, закупоренный ватой. Затем проводили инкубацию при 25°С и относительной влажности 75%. За день или два паразитоид откладывал все яйца, а развитие личинки или куколки занимало около 15 дней. Длительность развития можно было изменять, варьируя температуры, правда, слишком высокая температура вызывала стерильность у самцов. Обычно каждый кокон давал 25—60 имаго. Этот метод использовался в Канаде в течение всей программы разведения. Чтобы накопить взрослых особей для выпуска, инкубированные зараженные коконы через 12 дней переносили в холодильную камеру. Но часть коконов этой партии продолжали инкубировать вплоть до выхода имаго. Вышедших особей подсчитывали раздельно по полам, чтобы можно было оценить, сколько самцов и самок выйдет из коконов, хранящихся в холодильнике. Затем эти коконы вынимали из бюксов, рассортировывали на кучки с таким расчетом, чтобы каж-

дая из них дала 10 000 имаго *D. fuscipennis,* и помещали в затянутые сеткой выпускные садки. Размножающуюся популяцию паразитоидов держали в специальных непроницаемых для насекомых садках. Такой садок состоит из двух отделений — одного затемненного, другого со стеклянным верхом,— соединенных отверстием. Готовые к размножению имаго выходили из коконов пилильщика в затемненном отсеке и переходили в освещенный. Их можно было использовать для дальнейшего разведения.

Метод массового разведения, применявшийся в США, отличался от канадского главным образом исключением бюксов. Миллер (Miller, 1940) подробно его описал. Он разработал ящики для вылета и для заражения, чтобы содержать размножающийся материал примерно так же, как описано выше. Паразитоиды из закрытого затемненного ящика для вылета переходили в ящик для заражения, заполненный лотками с очищенными здоровыми коконами пилильщика. Миллер (Miller, 1940) помещал в ящик для вылета столько зараженных коконов, чтобы они дали после инкубации 20 000 имаго. Им позволяли переходить в ящик для заражения, в котором на 5 лотках помещалось 3000 коконов. После перехода в ящик для заражения примерно четверти вышедших имаго его заменяли другим ящиком и переводили на инкубацию. Подставлять новые ящики продолжали до тех пор, пока не выйдут все имаго. Перед переносом коконов на холод их инкубировали 12 дней. Для оценки заражения партии коконов одного определенного дня Миллер инкубировал контрольные порции. И при канадском, и при американском методе важно было задержать развитие паразитоидов на определенной стадии, чтобы они не перешли в стадию имаго вплоть до прибытия к месту выпуска. Обычно для перевозки к месту выпуска хватало четырех дней в охлажденном льдом контейнере.

3.1.4.2. Drino bohemica Mesnil (Diptera: Tachinidae)

D. bohemica — одиночный эндопаразитоид общественного елового пилильщика, относящийся к тахинидам. Он успешно акклиматизирован в Канаде и остается сегодня важным компонентом комплекса биологических факторов смертности пилильщика. Как и в других программах массового разведения, для этого вида пришлось разработать специальное оборудование. Уэббер (Webber, 1932) выяснил биологию близкородственного вида этого паразитоида — *Sturmia inconspicua* Meigen, и его данные были использованы для разработки программы. Коппел и Хауз (Coppel, House, 1947) разработали садки для массовой откладки яиц (рис. 11), для инкубации, выращивания и для вылета имаго перед выпуском (рис. 12). Каждый садок для откладки яиц может содержать не менее 50 оплодотворенных самок *D. bohemica*

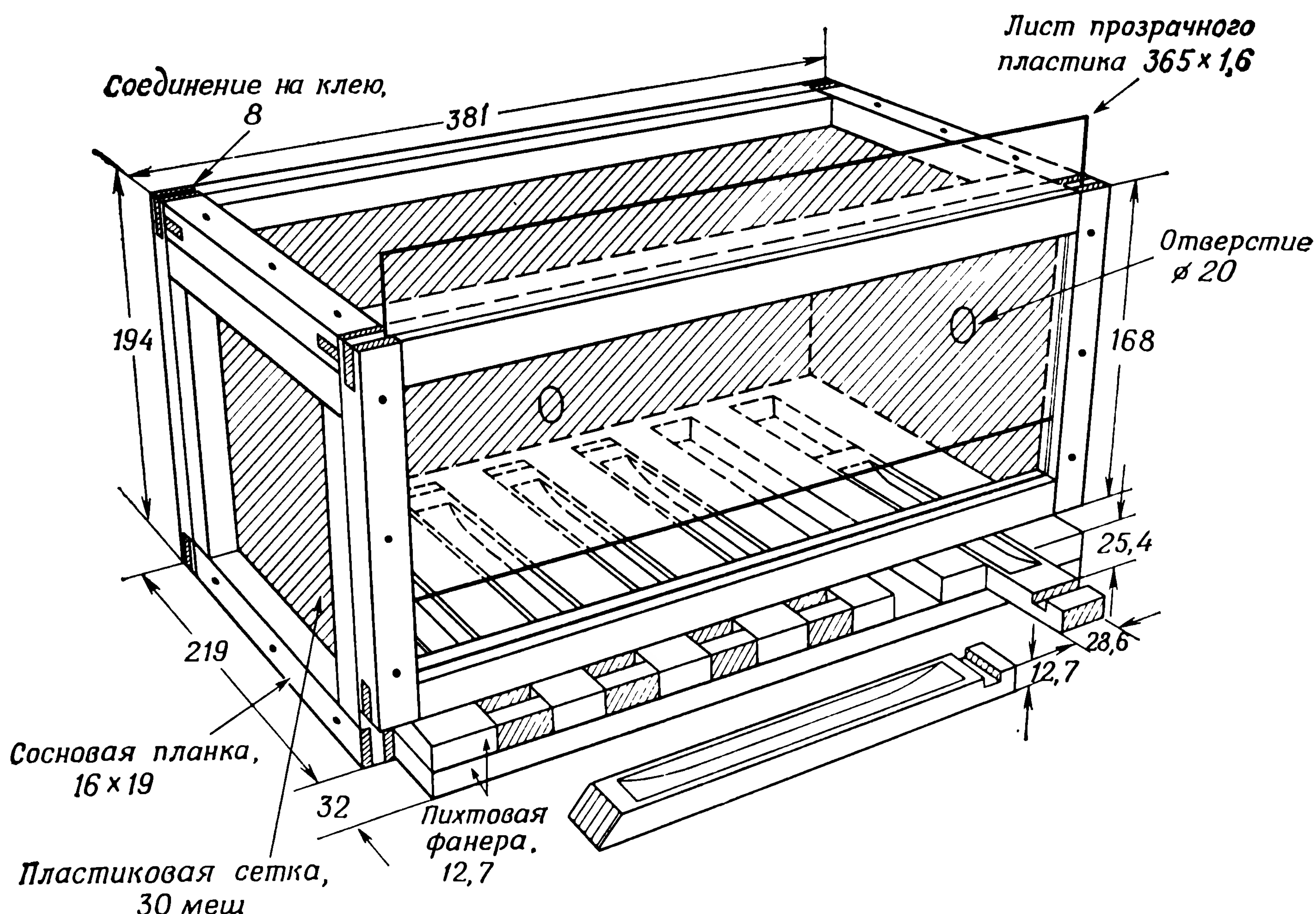


Рис. 11. Специально сконструированный садок для откладки яиц при массовом разведении *Drino bohemica* Mesnil — тахины, паразитирующей на пилильщиках. Видны выдвижные лотки. Размеры даны в миллиметрах.

и корм для них — 10%-ный водный раствор меда и кубики сахара. Для массового размножения использовали непитающиеся личинки последнего возраста разных видов пилильщиков. В основном личинок вынимали из коконов и на выдвижном лотке помещали на дно садка для откладки яиц, а после того, как самки паразитоида откладывали на их покровы макротипические яйца, лотки удаляли. Один работник может обслуживать 4 садка с 200 оплодотворенными самками. При постоянном соблюдении предосторожностей сверхпаразитизм встречался редко.

Зараженных личинок на лотках с ячейками и с сетчатым дном помещали затем для инкубации в садок, состоящий из трех отсеков. Этот садок для инкубации и вылета можно закрыть, затемнив полностью два крайних отсека, содержащих зараженных личинок. Каждый лоток с сетчатым дном имеет 500 ячеек; в крайние отсеки садка входит по 7 таких лотков. Таким образом, в садке помещалось 7000 зараженных личинок. При температуре в лаборатории 27,7°С и относительной влажности 60% жизненный цикл завершался за 25 дней. Зрелые личинки паразитоида выходили из остатков хозяина, пробирались через сетча-

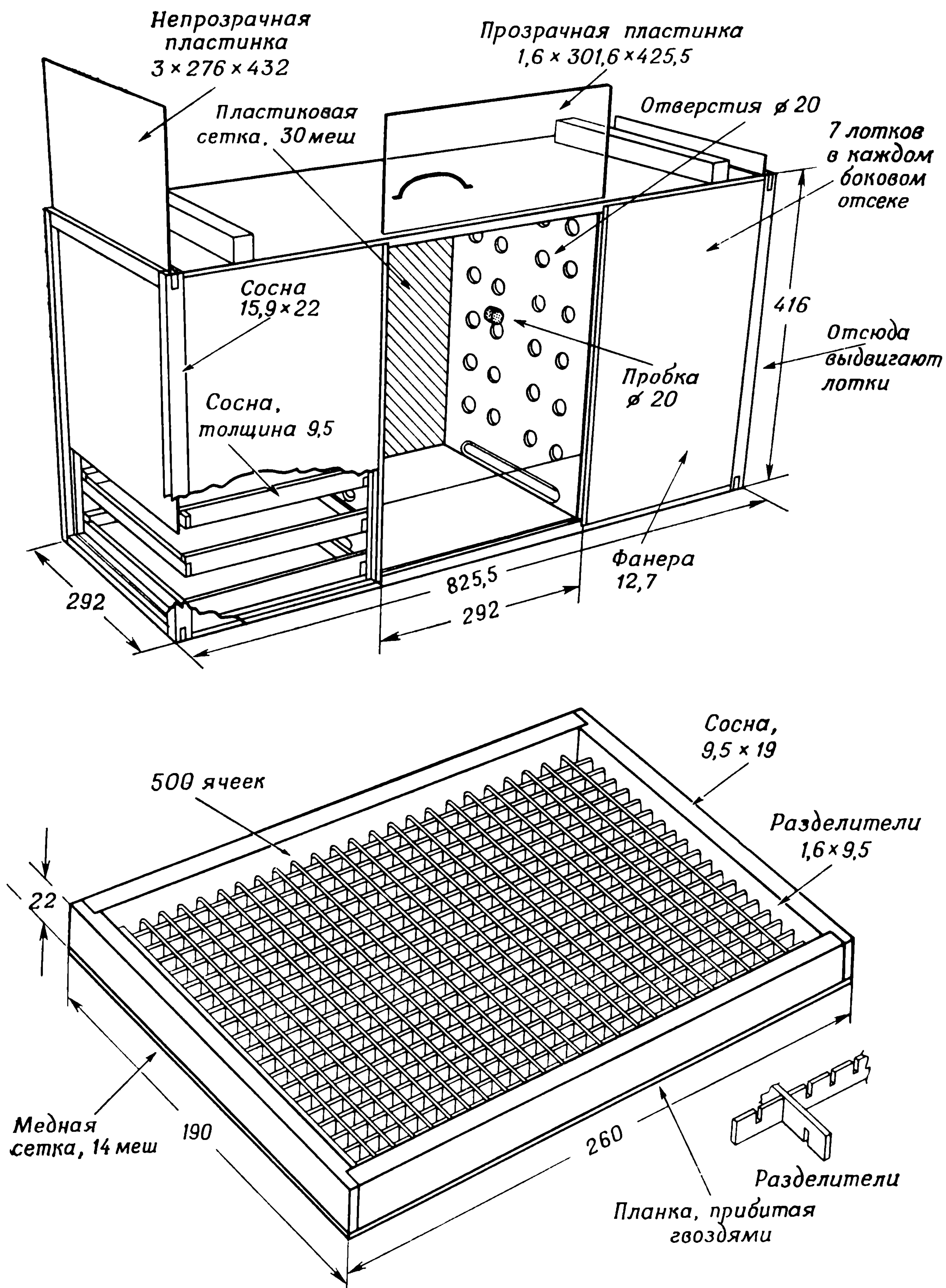


Рис. 12. *Вверху:* специально сконструированный садок с тремя отсеками для выращивания и вылета *Drino bohemica* Mesnil при массовом разведении. *Внизу:* один из лотков с сетчатым дном. Всего на лотках 14 500 ячеек, используемых для инкубации зараженных хозяев. Размеры даны в миллиметрах.

тое дно лотка и на нижнем сплошном дне образовывали пупарии. Вышедшие имаго привлекались в освещенный средний отсек, где была пища и нужная влажность, из которого их можно было собирать для выпуска или для дальнейшего размножения. Поскольку с пупариями, которые у этого вида особенно хрупки, не приходилось выполнять никаких операций, выживаемость насекомых при таком способе разведения возросла примерно на 20%. Взрослых особей легко удаляли из среднего отсека, отсасывая их с помощью вакуума длинной стеклянной трубкой. Садки с имаго дважды в день опрыскивали из пульверизатора водой, чтобы повысить влажность и снабдить насекомых водой. С помощью описанной методики за сезон получали 20—75 тыс. особей имаго, и с 1943 по 1951 г. для борьбы с еловым общественным пилильщиком в Канаде было выпущено свыше 225 000 насекомых, а для борьбы с другими видами пилильщиков — свыше 50 000 (McGugan, Coppel, 1962).

3.1.4.3. Виды рода Trichogramma (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

Виды этого рода разводились для выпуска в большем количестве и в большем числе стран, чем любые другие паразитоиды (DeBach, 1974). Поэтому, говоря о массовом разведении, их невозможно не упомянуть. Это настоящие яйцевые паразитоиды. Таксономия разных видов трихограмм сложна, но сейчас она выясняется. Существует много видов и рас этих паразитоидов, и сейчас изучаются их взаимоотношения с хозяевами и требования к местообитанию. Шире всего местные виды этого рода применяются, видимо, в СССР, но в Мексике, странах Европы, Китае, Калифорнии и Техасе также ежегодно для выпуска в экспериментах или в поле производятся миллионы особей (DeBach, 1974). Согласно Фландерсу (Flanders, 1930) и Суитмену (Sweetman, 1958), трихограмм можно выращивать на яйцах разных хозяев. В программах массового разведения в США использовали яйца бабочек *Anagasta kuhniella* (Zeller), *Sitotroga cerealella* (Olivier), *Phthorimaea operculella* (Zeller) и других. Марстон и др. (Marston et al., 1975) обсудили преимущества использования для этой цели более крупных яиц большой пчелиной огневки *G. mellonella* (L.). Спенсер и др. (Spencer et al., 1935) сконструировали специальную камеру для разведения зерновых молей, в которой за день удается получать 1 млн. яиц. Эти яйца, приклеенные к полоскам бумаги, подставляют трихограммам, готовым к откладке яиц. Через два дня контакта с паразитоидами яйца заменяют свежими. Зараженные яйца можно хранить вплоть до вывоза в поле. Сейчас компания «Ринкон

Вайтова» в г. Ок-Вью (Калифорния) продает *T. pretiosum* для выпуска на огородные и полевые культуры и *T. minutum* Riley для борьбы с вредителями леса, садов и декоративных растений. Цена — 7,50 долл. за 40 000 паразитоидов, расфасованных по 4000, что позволяет покупателю сохранять часть порций в холодильнике для более позднего выпуска.

Дайсарт (Dysart, 1973) сообщил об использовании трихограмм в сельском хозяйстве СССР. Только в 1969 г. в УССР были обработаны трихограммой примерно 17 млн. га. Трихограммы производятся в семи районных лабораториях на 300 установках. Оборудование несложное, температура и влажность не контролируются. Хозяин трихограмм — *Sitotroga* — выращивается на ячмене. Полученные из бабочек яйца очищают и покрывают ими предварительно охлажденное стекло от лампы «летучая мышь». Яйца прилипают к конденсату, образовавшемуся на стекле. Когда стекло полностью покроется яйцами, его удаляют и оба конца закрывают тканью. Во внутреннее пространство такого стеклянного «садка» пускают взрослых трихограмм, после чего «садки» переносят в инсектарий вне помещения. Здесь их держат, пока не выйдет готовое к выпуску потомство паразитоидов. Но в некоторых районах рекомендуют вместо выпуска взрослых трихограмм распространять зараженные яйца хозяев на бумажных полосках. В 1969 г. производство 1 млн. яиц обходилось примерно в 8 долл. (Dysart, 1973). Разработано автоматизированное оборудование для разведения *Sitotroga* и *Trichogramma,* используя которое получают 4—6 млн. яиц в день, и строятся новые, более мощные фабрики, где производство 1 млн. яиц будет обходиться в 22 цента, т. е. в 35 раз дешевле, чем сейчас.

Для борьбы с вредителями сахарного тростника большие количества *Trichogramma* производятся и используются также в КНР (Cheng, 1963). В районах выращивания сахарного тростника организовано около десятка центров разведения. Они дают ежегодно такое количество трихограмм, которого достаточно для 7—9-кратного выпуска на 2500 га из расчета 36—60 тыс. паразитов на 1 га. Главное достижение китайских специалистов состоит в использовании таких хозяев, яйца которых могут дать много паразитоидов. Одно яйцо *Sitotroga,* вида, используемого в СССР, США и в других странах, может прокормить лишь одного паразитоида в ходе его развития. В Китае используются яйца клещевинного шелкопряда *Samia cynthia ricini* Boisduval и соснового шелкопряда *Dendrolimus* sp., дающие примерно по 28 паразитоидов каждое. По-видимому, выходящие из них паразитоиды в среднем крупнее, более активны и имеют повышенный репродуктивный потенциал по сравнению с паразитоидами, развивавшимися в мелких яйцах хозяина. Кроме того, в отли-

чие от популяций, разводимых в яйцах *Sitotroga*, в данном случае не происходит уменьшения количества самок в последующих поколениях.

3.1.5. Примеры подавления вредителей с использованием паразитоидов

В мировой практике насчитывается свыше 253 случаев полного, почти полного и частичного успеха в программах биологического подавления вредителей посредством ввоза естественных врагов (DeBach, 1974). Ван-ден-Бош и Мессенджер (Van den Bosch, Messenger, 1973) перечисляют около 75 вредных видов-мишеней, полностью или частично контролируемых этим способом. По большей части они относятся к Homoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera и Hymenoptera. Это число значительно возросло бы, если добавить к нему частично успешные программы и случаи успешного подавления в разных странах одного вида-мишени, например кровяной яблонной тли. Ван-ден-Бош и Мессенджер в своем обзоре (Van den Bosch, Messenger, 1973) кратко обсудили некоторые успешные программы биологического подавления вредных насекомых с использованием паразитоидов в качестве основных естественных врагов. В этот обзор включены программы по борьбе с ореховой тлей *Chromaphis juglandicola* Kalt., зимней пяденицей *Operophtera brumata* L., восточной плодовой мухой *Dacus dorsalis* Hend., репной белянкой *Pieris rapae* L., эвкалиптовым долгоносиком *Gonipterus* spp. и фиолетовой щитовкой *Parlatoria oleae* Col. Де Бах (DeBach, 1972) обсудил результаты проведенных во всем мире интродукций естественных врагов, а также (DeBach, 1974) некоторые ранние попытки биологического подавления вредных насекомых с использованием паразитоидов. В своих обзорах он рассмотрел программы, предпринятые против австралийского желобчатого червеца *Icerya purchasi* Mask. и мучнистого червеца *Pseudococcus fragilis* Brain в Калифорнии, против непарного шелкопряда и златогузки *Nygmia phaeorrhoea* Don. в Новой Англии, долгоносика *Rhabdoscelis obscura* — вредителя сахарного тростника на Гавайях, цитрусовой белокрылки *Dialeurodes citri* Ach. во Флориде, белокрылки *Aleurocanthus spiniferus* Quaint. в Японии, *Agonoxena argaula* Meg., щитовок *Aspidiotus destructor* Sign. и *Promecotheca coeruleipennis* Blanch. на островах Фиджи, долгоносика *Gonipterus scutellatus* Gyll. в Южной Африке, черной алейродиды на Кубе, *Diatraea saccharalis* Fabr. в районе Карибского моря и *Planococcus kenyae* (Le Pelley) в Кении. Все эти программы были начаты до 1938 г. Рассматривая программы, проведенные позже, Де Бах (DeBach, 1974) перечисляет несколько, по его мнению, выдающихся примеров современного биологического подавления вредных насекомых. Это программы

по борьбе с червецом *Pseudococcus citriculus* и щитовкой *Chrysomphalus aonidum* L. в Израиле, с червецом Комстока, щитовкой *Lepidosaphes beckii* New., червецом *Antonina graminis* Mask., фиолетовой щитовкой, красной померанцевой щитовкой *Aonidiella aurantii* Mask. и ореховой тлей в континентальной части США, с восточной плодовой мухой и тлей *Chromaphis juglandicola* Kalt. на Гавайях, с восковой ложнощитовкой *Ceroplastes rubens* в Японии, с цитрусовой белокрылкой в Мексике, с зимней пяденицей в Канаде, с щитовкой *Chrysomphalus dictyospermi* Morg. в Греции и с тлей *C. juglandicola* в Австралии. Почти все эти программы считаются вполне успешными, а ведь были еще и частично успешные кампании. Хотелось бы подробно обсудить самые разнообразные успешные операции по подавлению вредителей, но мы вынуждены ограничиться обзором лишь нескольких программ, хорошо иллюстрирующих некоторые концепции и методологические положения, обсуждавшиеся в разд. 2.3.

3.1.5.1. Coleophora laricella (Hübner) (Lepidoptera: Coleophoridae)

Чехлоноска лиственничная *C. laricella* серьезно угрожает местным и гибридным лиственницам в Европе и Азии и легко приспосабливается к лиственнице американской в Северной Америке. Хотя в Северной Америке и в Европе отмечены случаи гибели деревьев, основной ущерб выражается во все увеличивающемся замедлении роста, отмирании верхушки или боковых ветвей и понижении устойчивости к другим вредным факторам (McGugan, Coppel, 1962).

В 1931—1939 гг. в Канаде было получено из Англии и выпущено 5 видов паразитоидов. Примерно в то же время более 11 видов было завезено для выпуска из Европы в США (Clausen, 1956). *Diadegma* (=*Horogenes*) *nana* (Gravenhorst) — основной по численности паразитоид чехлоноски в Англии (Thorpe, 1933), и на его акклиматизацию в Канаде возлагались большие надежды. Разумеется, его значение в Англии не гарантировало успеха в стране выпуска. И действительно, программа по интродукции этого паразитоида закончилась неудачей, возможно, из-за того, что было выпущено слишком мало особей. Другие паразитоиды — *A. pumila* (Ratzeburg) и *Chrysocharis laricinellae* (Ratzeburg) — быстро акклиматизировались и в Канаде, и в США, и сейчас общепринятым является мнение, что эти два вида в разных комбинациях значительно сократили вспышки чехлоноски в различных географических районах (McGugan, Coppel, 1962).

Уэбб и Кедно (Webb, Quednau, 1971) заново изучили эффективность паразитоида на востоке Северной Америки и конста-

тировали, что последняя крупная вспышка вредителей на востоке Канады произошла около 1950 г. в районах его недавнего проникновения до того, как там акклиматизировался паразитоид. Районы вторжения вредителя в штатах Мичиган и Висконсин были заселены *A. pumila* и *C. laricinellae.* Как показала наша работа в Висконсине, в обширных сборах чехлоноски, проведенных в этом штате в 1951—1956 гг., не было эффективных паразитоидов. В 1953 г. от Паразитологической лаборатории Канадского доминиона были получены два паразитоида для выпуска. В том же году были выпущены и другие паразитоиды, полученные из областей их акклиматизации в Мичигане. Оба вида акклиматизировались и в настоящее время распространены по всему штату. К 1957 г. численность популяций лиственничной чехлоноски упала ниже экономического порога вредоносности и остается на том же уровне и сейчас (Mertins, Coppel, 1974). Вклад *A. pumila* в общую смертность чехлоноски в Висконсине значительно больше, чем вклад *C. laricinellae.* В Квебеке и атлантических провинциях Канады, напротив, роль *C. laricinellae* важнее, и в годы с подходящей погодой этот вид может заражать 60% хозяев. *A. pumila* акклиматизировался очень широко, и в таких областях, как Висконсин, экстенсивность заражения им не ниже или даже выше, чем этот показатель для *C. laricinellae* на востоке континента. В Висконсине *C. laricinellae* разводится редко. Считается, что оба паразитоида или по отдельности, или в результате взаимодействия способны подавить популяции чехлоноски в некоторых районах, правда, Кедно (Quednau, 1970) не думает, что *A. pumila* может действовать в одиночку.

Акклиматизация лиственничной чехлоноски на западной лиственнице в Британской Колумбии (Канада) и на северо-западе США потребовала выпуска в этих районах *A. pumila* и *C. laricinellae,* после чего здесь был отмечен некоторый успех в подавлении вредителя. Однако эксперименты с расами обоих видов из разных районов Северной Америки и Европы, а также с близкородственным японским видом из колеофорид продолжаются (Ryan et al., 1975). В 1968 г. канадские исследователи получили из Швейцарии небольшую колонию *D. nana* для лабораторных экспериментов, для развития методов массового разведения, а в дальнейшем, возможно, и для выпуска. Они поставили перед собой цель получить паразитоида, который нападал бы на мелкие личинки чехлоноски, непригодные для *A. pumila,* что способствовало бы успешному нападению *C. laricinellae* на остальные.

3.1.5.2. Erionota thrax (L.) (Lepidoptera: Hesperiidae)

Банановая толстоголовка *E. thrax* недавно занесена на Гавайи; впервые она была отмечена на острове Оаху в августе 1973 г. Этот серьезный вредитель бананов во многих районах Южной и Восточной Азии попал на Гавайи, видимо, с острова Гуам, откуда он был завезен случайно военным самолетом (Nakao H. K., личное сообщение). Сначала считалось, что распространение толстоголовки ограничено небольшим районом на острове Оаху, но к концу года проверка показала, что вредитель распространился по всему острову, а летом 1974 г. он был отмечен сначала на острове Кауаи (июль), а затем на острове Мауи (июль).

В конце 1973 г. с Гуама был получен яйцевой паразитоид *O. erionotae* Ferrière, а из Таиланда — личиночный паразитоид *Apanteles erionotae* Wilkinson. Для обоих видов были разработаны методы массового разведения, и через месяц после выпуска *O. erionotae* контрольные сборы показали, что экстенсивность заражения составила 6,3%. Через 6 мес она возросла на 83%. *A. erionotae* тоже быстро акклиматизировался (всего за месяц), и через 3 мес экстенсивность заражения была 65%. На Оаху, Кауаи и Мауи было выпущено около 19 000 особей *O. erionotae* и 4500 особей *A. erionotae,* и результат был отличным. Одно из исследований эффективности паразитоида было проведено на банановой плантации в 37 га, где толстоголовка повредила почти 100% растений и листвы. В сентябре и октябре 1974 г. здесь было выпущено 400 *Ooencyrtus* и 1500 *Apanteles*. В октябре оказались зараженными 4% собранных яиц и 16% кладок, но ни одна из 86 собранных гусениц толстоголовки не была зараженной. Через полгода после выпусков зараженными были все собранные яйца и единственная найденная гусеница. При такой эффективности паразитоидов их число стало постепенно падать из-за недостатка хозяев, хотя эти виды, как полагают, способны сохраняться и при малой численности хозяев. Оба паразитоида, видимо, дают по два поколения на одно поколение хозяина и, вероятно, специфичны к хозяину. Основной агент подавления — яйцевой паразитоид *Ooencyrtus,* но личиночный паразитоид *Apanteles* хорошо его дополняет. (Авторы искренне благодарны Г Накао (H. Nakao) и Б. Кумаширо (B. Kumashiro) из Гавайского министерства сельского хозяйства за разрешение использовать здесь неопубликованные данные.)

3.1.5.3. *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Homoptera: Aleyrodidae)

Тепличная белокрылка *T. vaporariorum* — один из наиболее распространенных и имеющих экономическое значение вредителей тепличных культур и культур открытого грунта. Она отмечена примерно на 200 видах растений (Russel, 1963), многие из которых выращиваются в теплицах. При высокой численности вредителя может замедляться рост растений, а на медвяной росе, выделяемой белокрылкой, часто развиваются сажистые грибы.

Спрос потребителей на неповрежденные насекомыми цветочные растения и на культуры с повышенной урожайностью стимулировал в конце 1920-х годов развитие биологического подавления вредных насекомых в оранжереях и теплицах. Паразитоид из эулофид *E. formosa* Gahan был сначала доставлен из Англии в Канаду с целью разведения и выпуска, хотя, по-видимому, он и так уже был акклиматизирован и в Канаде, и в США (McLeod, 1962). Через несколько лет его успешно акклиматизировали в Новой Зеландии и Австралии (McLeod, 1938). Этот вид использовали в основном для защиты томатов в теплицах (Hussey, Bravenboer, 1971), где биотические и абиотические факторы поддаются контролю. Обширные ранние исследования, проведенные Спейером в Англии (Speyer, 1927) и Мак-Леодом в Канаде (McLeod, 1938), выявили некоторые условия подавления белокрылки этим паразитоидом. Мак-Леод (McLeod, 1938) изучил особенности разведения *E. formosa* летом и зимой и подчеркнул важность выращивания и хозяина, и паразитоида на растениях, не зараженных вирусами. Вслед за Спейером (Speyer, 1927) он установил, что самый существенный фактор в разведении *E. formosa* — температура. Высокие температуры (15,5—23,9°С) благоприятствуют росту численности паразитоида, а низкие (10—15,5°С) — белокрылки. Основная проблема состоит в том, как сохранить запас популяции паразитоида в промежутках между урожаями разных тепличных культур. Мак-Леоду (McLeod, 1938) удалось хранить *E. formosa* при 5,6°С в течение 3—4 нед.

Энкарзию рассылали по теплицам в стадии куколок внутри хозяев, еще прикрепленных к зараженным листьям табака. Для пересылки использовались картонные трубки с 1000—5000 куколок паразитоида в каждой. Мак-Леод (McLeod, 1938) рекомендовал выпускать на 100 $м^2$ теплицы 1000—2000 паразитоидов. В 1928—1955 гг. владельцам теплиц в Канаде было разослано свыше 18 млн. паразитоидов, и опыт показал, что при условии контроля за температурой они были очень эффективными подавляющими агентами. В соответствии с режимом работы, принятым в большинстве теплиц, выпуск обычно повторяли ежегод-

но. В 1958—1968 гг., когда широко применялись инсектициды, было разослано только около 26 000 особей энкарзии. В эти годы паразитоид в основном использовался для лабораторных исследований: Бернет (Burnett, 1967) в Канаде изучал его взаимоотношения с белокрылкой в лаборатории, а Мак-Клэнаган (McClanahan, 1970, 1971) исследовал его возможности в программах интегрированного подавления вредителей на тепличных овощах.

Работы американских и английских исследователей вызвали возобновление интереса к этому виду. Хельгесен и Таубер (Helgesen, Tauber, 1974; Tauber, Helgesen, 1974) в США изучали подавление энкарзией белокрылки на пуансеттии. Вводя паразитоидов в первые 40 дней созревания растений, они смогли получить экономически пригодные уровни подавления вредителя. *E. formosa* вносились в виде куколок, когда численность мелких особей белокрылки была велика. Куколки вносились в таком количестве, чтобы на каждые 30 крупных личинок белокрылки приходился один взрослый паразитоид. Поддерживалась температура 23,3°С. В Англии Скоупс и Биггерстэфф (Scopes, 1969a; Scopes, Biggerstaff, 1971) разработали систему для выращивания полумиллиона особей *E. formosa* в неделю при стоимости около 10 фунтов стерлингов на 1 га (17 000 паразитоидов). Они предложили вносить сначала на огурцы и томаты по 2—4 куколки белокрылки, а через 14 дней — 4 паразитоида на томатный куст и 20 — на плеть огурцов. Скоупс и др. (Scopes et al., 1973) смогли хранить куколки паразитоида при 13°С 20 дней, а после инкубации при 22°С получили примерно 68-процентный выход имаго. Хасси и Брейвенбер (Hussey, Bravenboer, 1971) считают, что терпимый экономический порог для верхних листьев огурцов — 50—60 белокрылок. Разработаны также детали выращивания *E. formosa* и его использования для борьбы с белокрылкой на огурцах в зависимости от размеров теплицы (Anonymous, 1972, 1975b).

3.1.5.4. Promecotheca coeruleipennis Blanchard (Coleoptera: Hispidae)

Пальмовая минирующая шипоноска *P. coeruleipennis,* ранее называвшаяся *Promecotheca reichei* Baly (Lever, 1969), происходит с островов Фиджи. На родине ее сдерживали местные паразитоиды, успех которых объяснялся тем, что поколения хозяина полностью перекрывались и у паразитоидов всегда была база для размножения и сохранения. Из-за случайно завезенного хищного клеща *Pyemotes ventricosus* (Newport) цикл *P. coeruleipennis* с перекрывающимися поколениями превратился в «одноступенчатый» (Rao, 1971), и поэтому местные паразитоиды не смогли

размножаться на шипоноске. В результате численность вредителя увеличилась настолько, что возникали отдельные, иногда очень сильные вспышки.

В 1929 г. начали разрабатывать программу подавления вредителя. В 1933 г. был ввезен с Явы (Taylor, 1937) паразитоид из эулофид *Pediobius (=Pleurotropis) parvulus* (Ferrière), живущий там на близкородственном вредителю виде *Promecotheca cumingi* Baly. *P. parvulus* был хорошо приспособлен к ситуации, сложившейся на Фиджи, так как в отличие от местных паразитоидов он охотно откладывает яйца в куколки и в личинки всех возрастов шипоноски. Гименоптероидная личинка проходит через четыре возраста и окукливается внутри хозяина (Taylor, 1937). Часть исходного материала паразитоида была выпущена в районах с большой плотностью популяции хозяина, чтобы обеспечить наилучшие условия для акклиматизации. В то же время остальной материал примерно полгода размножали в лаборатории для повторных выпусков. Со временем выпуски были прекращены, так как в них уже не было необходимости. Всего в 48 колониях было выпущено 25 900 особей *P parvulus*. Результаты были внушительными. В некоторых сильно пораженных вредителем районах было заражено почти 100% особей, из-за чего паразитоиду стало трудно размножаться дальше. К 1943 г. стало ясно, что пальмовая минирующая шипоноска подавлена полностью (Rao, 1971). Этот пример прекрасно иллюстрирует, как аборигенный вид из потенциального может превратиться в истинного вредителя, а также то, как полезен при проведении программ подавления ввоз паразитоидов близкородственных чужеземных видов.

3.1.5.5. Chromaphis juglandicola (Kaltenbach) (Homoptera: Aphididae)

Ореховая тля *C. juglandicola* — чужеземный вредитель-монофаг орехов в Калифорнии, куда он был завезен в начале XX в. Сначала считали, что подавлять тлю с помощью биологического метода невозможно, и многие годы применяли дорогостоящий химический метод. Ободряющие результаты, полученные при использовании биологического метода для подавления другого вида тлей в Калифорнии (van den Bosch et al., 1964), вызвали интерес к возможностям применения этого метода к ореховой тле. Ее распространенность во всех ореховодческих районах штата и явное отсутствие паразитоидов сделали этот вид подходящей мишенью (van den Bosch, Messenger, 1973).

Программу акклиматизации паразитоида начали проводить с 1959 г., когда с юга Франции была завезена браконида *Trioxys pallidus* (Haliday). Это в высшей степени специфичный к хозяину эндопаразит развивающихся тлей. Во многих местах Калифор-

нии его разводили и выпускали тысячами, и в хороших условиях он быстро приживался, обеспечивая подавление тли. Но хорошие для него условия существуют только в прибрежной и промежуточной зоне южной Калифорнии (van den Bosch et al., 1962, 1970; Messenger, van den Bosch, 1971; DeBach, 1974). В северной и центральной Калифорнии климатические условия таковы, что французская линия паразитоида смогла временно акклиматизироваться, но не размножилась настолько, чтобы подавить популяции ореховой тли. Генотип этой линии не позволял ей переносить крайне высокие летние температуры и низкую влажность калифорнийской долины (van den Bosch et al. 1970). Тогда в 1968 г. *Trioxys* завезли из Ирана, и эта линия после массового разведения и выпуска почти сразу же обеспечила подавление вредителя в калифорнийской долине. Выпуски продолжались в 1969 и 1970 гг. После зимовки паразитоид выживал достаточно хорошо, его обнаруживали на всех контрольных участках. К 1970 г. свыше 90% ранневесеннего поколения тлей было заражено паразитоидами.

Некоторые трудности создавал аргентинский муравей *Iridomyrmex humilis* (Mayr), собиравший сладкие выделения тли и мешавший откладке яиц *T pallidus*. Ван-ден-Бош и др. (van den Bosch et al., 1970) считают, что сейчас в калифорнийской долине и окружающих районах обитает только иранская линия *T pallidus*. Хотя морфологически иранская и французская линия неотличимы, они, видимо, не скрещиваются. Эту особенность можно использовать для определения линий обитателей в данном районе; для этого в лаборатории проводят контрольные скрещивания. Но нет никакого сомнения в том, что сейчас главным агентом подавления ореховой тли в Калифорнии является *T pallidus*.

3.1.5.6. Chrysomphalus aonidum (L.) (Homoptera: Diaspididae)

Апельсиновую круглую щитовку *C. aonidum* (=*ficus* Ashmead) обнаружили в Израиле еще в 1910 г., где она была самым серьезным вредителем цитрусовых. Поскольку плод с 7 или большим числом щитовок считается нетоварным, приходилось 1—3 раза в год предпринимать дорогостоящие опрыскивания минеральными маслами. Успешная программа биологического подавления мучнистого червеца вызвала интерес к использованию этого метода в борьбе с апельсиновой щитовкой.

Израильский совет по продаже цитрусовых в 1955 г. попросил калифорнийских энтомологов помочь в подборе подходящих паразитоидов (Rivnay, 1968; DeBach et al., 1971; DeBach, 1974). Энтомологи из Риверсайда (Калифорния) сообщили, что родина щитовки — Гонконг и что численность ее там невелика. Перепис-

ка позволила договориться о прямой пересылке авиапочтой зараженных щитовкой листьев и плодов из Гонконга в Израиль. Пересылка началась в 1956 г., и с 1956 до 1958 г. было отправлено 72 посылки. Из них смогли выделить лишь очень немного паразитоидов, но один из них — *Aphytis holoxanthus* DeBach (раньше называвшийся *A. lingnanensis* Compere) — в дальнейшем стал важным агентом подавления. Его с успехом стали разводить в лаборатории, и в 1956 г. были выпущены как присланные, так и выращенные на месте особи. Всего за два года паразитоид смог распространиться почти по всем районам выращивания цитрусовых в Израиле. Расселению способствовали перевозка собранного материала из тех районов, где акклиматизация уже состоялась, в новые, и распространение особей, выращенных в лаборатории. Через три года щитовка перестала быть вредителем, а затем была практически уничтожена, что сэкономило огромные средства — не менее 1 млн. долл. в год (DeBach, 1974). Подобную же экономию дал ввоз *A. holoxanthus* с целью подавления апельсиновой щитовки во Флориде, Мексике, южной Африке, Бразилии и северных районах Перу.

Сейчас в Израиле сложилась любопытная ситуация. После того как круглая апельсиновая щитовка была почти полностью уничтожена благодаря ввозу *A. holoxanthus* и сократилось использование масел для подавления вредителей, начался рост популяции красной померанцевой щитовки *A. aurantii* (Maskell). В связи с тем что конкуренция отсутствует, а *A. holoxanthus* не нападает на *A. aurantii,* последняя заполнила нишу, ранее занятую апельсиновой щитовкой. Поэтому с 1957 г. в Израиле разрабатываются интегрированные программы подавления всех имеющихся вредителей цитрусовых (Rosen, 1967).

Но особенно интересен в этой работе тот факт, что из-за недостаточного знания таксономии видов рода *Aphytis* открытие *A. holoxanthus* задержалось примерно на 80 лет. Этот паразитоид либо неправильно определялся как *A. lingnanensis,* либо его просто относили к роду *Aphytis,* не определяя до вида. Де Бах (DeBach, 1974) пишет, что, если бы нужные знания и средства имелись раньше, проблема апельсиновой щитовки во Флориде и в других местах могла быть решена раньше успешного подавления австралийского желобчатого червеца в 1888 г. в Калифорнии.

3.2. Нематоды

Обычно ассоциированных с насекомыми и применяемых для их подавления круглых червей (Nematoda) рассматривают вместе с микробными патогенами. Но делается это скорее по недоразумению (Welch, 1963). Впрочем, Франц и Криг (Franz, Krieg, 1972) отделяют их от патогенных микроорганизмов, и Никл

(Nickle, 1974) тоже считает, что их надо рассматривать как отдельную группу. Мы полностью согласны с ними и потому отводим нематодам отдельную главу наравне с паразитоидами и хищными насекомыми. Можно надеяться, что в отношении использования нематод для подавления вредных насекомых правительственные органы будут придерживаться тех же принципов, которые были проведены в жизнь с другими группами макропаразитов, например с паразитоидами (Engler, 1974).

Первые сведения об ассоциированных с насекомыми нематодах опубликованы примерно в середине XVIII в. (Nickle, 1974). Ван Цвалювенберг (van Zwaluwenberg, 1928) собрал имеющиеся в литературе данные по этому вопросу вплоть до 1926 г. Он обнаружил приблизительно 420 случаев связи нематод с насекомыми. Ла-Риверс (LaRivers, 1949) довел этот список до конца 1946 г., а Уэлч (Welch, 1963, 1965) сделал сводку мировой литературы по этому вопросу до 1964 г. Он пишет (Welch, 1965), что взаимоотношения насекомых с нематодами в то время во всем мире изучали менее 35 исследователей. В самой последней сводке (Poinar, 1975) собрано около 3142 случаев взаимоотношений насекомых с нематодами. В литературе, посвященной этим взаимоотношениям, преобладают статьи по отдельным вопросам, и все же можно порекомендовать читателю несколько новых всеобъемлющих сводок по таксономии, развитию, биологии и распространению нематод (Sweetman, 1958; Welch, 1963, 1965; Poinar, 1972, 1975; Nickle, 1973, 1974) и по использованию их в программах подавления вредных насекомых (Briand, Welch, 1963; Poinar, 1971; Welch, 1971; Benham, Poinar, 1973; Pramer, Al-Rabiai, 1973; Gordon, Webster, 1974). Специфичность нематод к хозяевам рассмотрена в обзоре Стоффолано (Stoffolano, 1973); существует также много монографий, например по нематодам, связанным с короедами (Rühm, 1956; Massey, 1974), саранчовыми (Rees, 1973), мошками (Phelps, DeFoliart, 1964) и другими насекомыми.

3.2.1. Систематика

Хотя между различными авторами существуют разногласия в отношении систематики некоторых родов и высших категорий нематод, положение видов, потенциально пригодных для использования в программах биологического или интегрированного подавления вредителей, уже установлено. Пойнар (Poinar, 1975) расширил список Уэлча (Welch, 1962), состоящий из 14 семейств, до 27 семейств и более высоких категорий, включающих энтомогенных нематод.

Нематоды имеют обычно веретеновидную или червеобразную форму, рот терминальный, расположенный на закругленной голове, хвост сужается к заостренному концу. Эти раздельнополые

беспозвоночные представляют собой несегментированные многоклеточные организмы, обладающие двусторонней симметрией (Pramer, Al-Rabiai, 1973). Никл (Nickle, 1974) дает простое общее правило для определения энтомогенных нематод по их размеру и количеству. В соответствии с этим правилом, если в насекомом найден только один червь, и его длина 30 см, то это либо мермитида, либо волосатик. Если в насекомом один или два червя длиной около 2—3 см, то это тоже, вероятно, мермитиды. Если же в насекомом найдена одна или несколько нематод длиной около 1—5 мм и примерно 1—10 тысяч мелких червей длиной около 0,5 мм, то это, вероятно, нематоды из сферуляриид. Если при вскрытии насекомого внутри его обнаружена беловатая масса и около 100 тысяч мелких нематод длиной около 0,2 мм и несколько более крупных длиной 1—5 мм, то это, скорее всего, *Neoaplectana.*

Наиболее интересны с точки зрения программ биологического подавления вредных насекомых виды сем. Mermithidae *(Reesimermis),* Neotylenchidae *(Deladenus)* и Steinernematidae *(Neoaplectana).*

3.2.2. Биологические взаимосвязи

Особи упомянутых выше 27 семейств и более высоких категорий энтомогенных нематод ассоциированы с насекомыми, принадлежащими к 19 отрядам (Poinar, 1975). Во взаимоотношениях нематод с насекомыми-хозяевами выделяют три основных типа: 1) форезию, 2) облигатный паразитизм и 3) факультативный паразитизм. Форезия — это просто использование насекомого-хозяина как средства передвижения, когда нематода находится некоторое время на насекомом или внутри него. При облигатном паразитизме живое насекомое-хозяин позволяет нематоде довести развитие до такой стадии, когда она перестает нуждаться в питании. Затем паразит может стать свободноживущим и созреть во внешней среде. Примером облигатных паразитов, интересующих специалистов по биологическому подавлению, являются мермитиды (рис. 13). При факультативном паразитизме нематода может либо заражать здоровых насекомых, либо развиваться во внешней среде. Представители факультативных паразитов, интересные с точки зрения биологического подавления вредителей, имеются в сем. Steinernematidae и Neotylenchidae. Пойнар (Poinar, 1975) так распределяет энтомогенных нематод: 13 групп могут быть форетическими (8 из них только форетические); 14 групп могут быть облигатными (12 из них только облигатные) и 7 групп могут быть факультативными. Сем. Rhabditidae имеет своих представителей в каждой из этих групп.

Большинство нематод, наносящих вред своим хозяевам-насекомым, являются эндопаразитами. Они встречаются в гемоцеле,



Рис. 13. Нематоды (мермитиды) в полости тела имаго *Dendrotettix quercus* Packard. (С любезного разрешения D. A. Valek, Центральный Мичиганский университет.)

кишечнике, мальпигиевых сосудах, яичниках и в других органах. Заражение может быть пассивным, когда восприимчивый хозяин случайно съедает яйца или инвазионных личинок, или активным, когда инвазионные личинки проникают через кутикулу хозяина. В последнем случае нематода инвазионной стадии должна двигаться, чтобы найти подходящего хозяина, но является ли это движение направленным или случайным, не очень понятно. Деятельность нематоды внутри хозяина может привести к серьезным повреждениям либо из-за недостаточного питания хозяина, либо из-за нарушения целостности и работы органов. В результате этой деятельности замедляется рост насекомых, уменьшается их активность и снижается плодовитость, а иногда они становятся стерильными или среди них появляются интерсексы. Вместе с тем не исключено, что механическое разрушение тканей хозяина, удаление из тела хозяина жизненно важных для него жидкостей или проникновение через поврежденный покров других вредных организмов приведут хозяина к гибели.

3.2.3. Примеры подавления вредных насекомых с помощью нематод

Сейчас хорошо известно, что в естественных популяциях насекомых присутствуют многие виды нематод. Мы знаем их важность и эффективность. Их потенциальная ценность как управляемых агентов подавления — либо самостоятельных, либо в комплексе с другими агентами в интегрированных программах —

в последнее время привлекла должное внимание. Чтобы наглядно представить их возможности, мы решили кратко обсудить здесь три проведенные сравнительно недавно программы, в которых эксперименты с нематодами вышли за пределы лаборатории. В этих программах для подавления разных насекомых-вредителей была использована *Neoaplectana carpocapsae* Weiser, для подавления комаров — *Reesimermis nielseni* Tsai et Grundmann и для подавления рогохвоста *Sirex* — виды рода *Deladenus.*

3.2.3.1. Neoaplectana carpocapsae Weiser *на различных вредных насекомых*

В первых полевых опытах с видами рода *Neoaplectana* использовалась *N. glaseri* Steiner в основном против личинок японского жука *P. japonica* Newman. Подробности этих экспериментов описаны в работе Глезера и др. (Glaser et al., 1940), а результаты суммированы Пойнаром (Poinar, 1971). Численность личинок после проведения этой программы упала на 40%. Позже для подавления японского жука стали использовать патогенные микроорганизмы (бактерии), и интерес к нематодам пропал, хотя уже были накоплены ценные данные о *N. glaseri* Steiner, в том числе о разных аспектах ее жизненного цикла, биологии, массовом разведении, распространении и т. д. Эти данные послужили основой для опытов с линией DD-136 нематоды *N. carpocapsae,* которые начали проводить несколько позже. Пойнар (Poinar, 1971) сообщает об опытах против 12 вредных насекомых, а в работе Бенхэма и Пойнара (Benham, Poinar, 1973) дополнительно описаны еще 7 опытов. В число хозяев в этих опытах входят представители Lepidoptera, Coleoptera и Diptera.

Нематода *N. carpocapsae* (рис. 14) впервые была выделена Вейзером (Weiser, 1955) из гусениц яблонной плодожорки, собранных в Чехословакии. Датки и Хоу (Dutky, Hough, 1955) описали паразитическую нематоду из того же хозяина, собранного в штате Виргиния (США), и обозначили ее DD-136. Шмиге (Schmiege, 1964), подробно изучив морфологию этой нематоды, предположил, что чешская и американская нематоды идентичны. Тем не менее нематоды из США сохраняют либо обозначение DD-136, либо данное им позже название *Neoaplectana dutkyi* Jackson (Nickle, 1974). И это несмотря на разъяснение Пойнара и др. (Poinar et al., 1972), считающих американскую нематоду линией DD-136 вида *N. carpocapsae* и обосновавших свое мнение достаточными доказательствами. Датки (Dutky, 1959) выяснил биологию комплекса нематода — бактерия, а ассоциированная с нематодой бактерия получила название *Achromobacter nematophilus* (Poinar, Thomas, 1965).

Инвазионные личинки *N. carpocapsae* в норме поглощаются

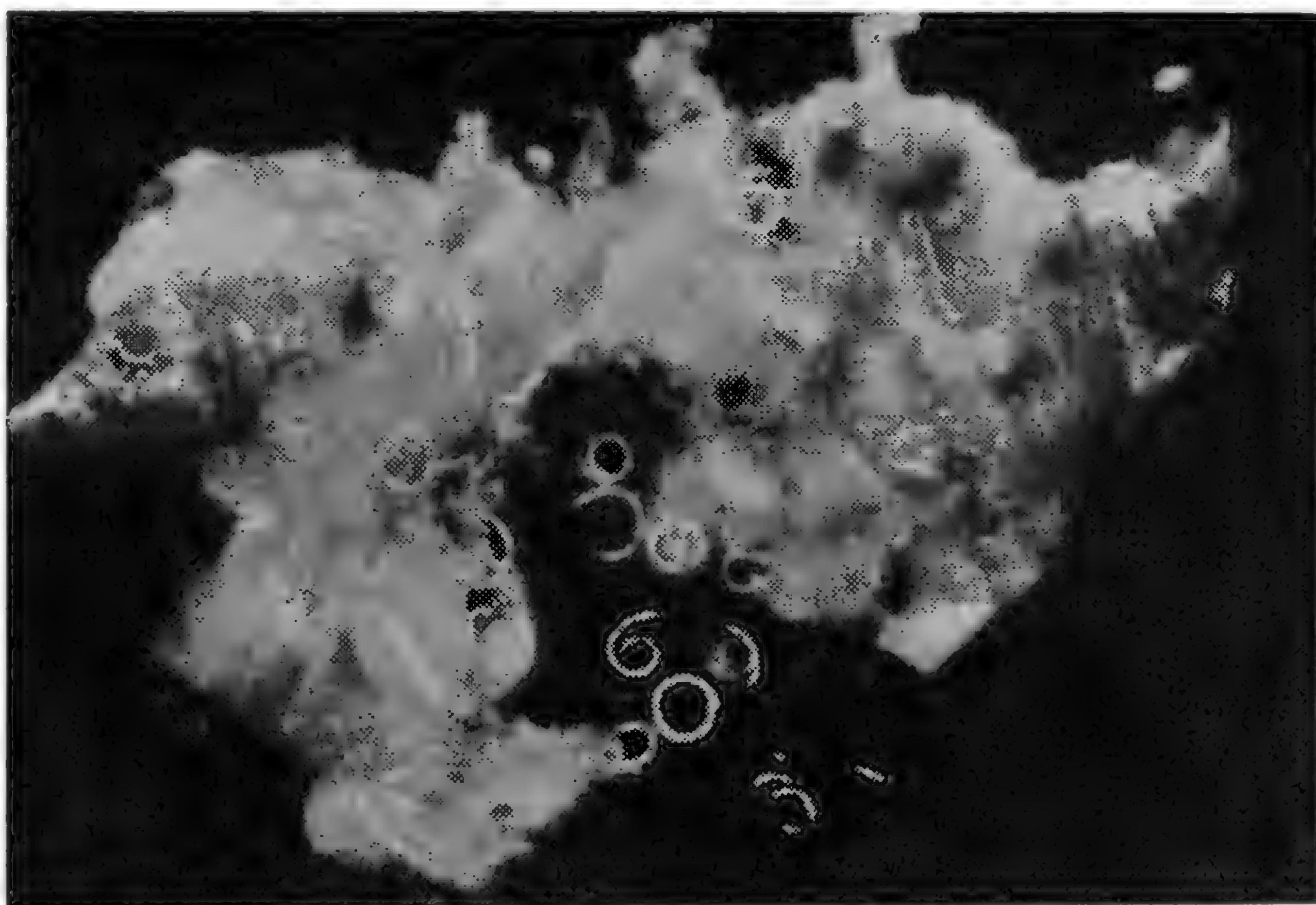


Рис. 14. Взрослые особи нематоды *Neoaplectana carpocapsae* Weiser (сем. Steinernematidae) из вскрытой зараженной гусеницы большой пчелиной огневки *Galleria mellonella* (L.) — лабораторного хозяина нематоды.

насекомыми-хозяевами. Попав в просвет кишечника, они проходят через стенку пищеварительного тракта в гемоцель. Здесь нематода выпускает через анус бактерии, вызывающие смерть хозяина от септицемии через 24—28 ч. Нематоды питаются размножающимися бактериями и тканями мертвого хозяина. В полости тела хозяина они усиленно размножаются и дают несколько поколений. В конце концов появляются личинки в чехле (несброшенной личиночной шкурке предыдущей стадии), содержащие бактерии. Они покидают мертвого выеденного хозяина, и если им встретится новый подходящий хозяин, то процесс повторяется. Весь жизненный цикл занимает 5—8 дней. В одной гусенице большой пчелиной огневки *G. mellonella* может вырасти не менее 100 000 переживающих личинок (Schmiege, 1963). Новые методы разведения, например разработанные Хаузом и сотр. (House et al., 1965), в которых используется готовый корм для собак, позволяют недорого производить большие количества нематод.

Полевые испытания *N. carpocapsae* линии DD-136 против сельскохозяйственных и лесных вредителей дали разные результаты (Dutry, 1959; Briand, Welch, 1963; Poinar, 1971; Benham, Poinar, 1973; Gordon, Webster, 1974). В опытах с яблонной плодожоркой, совкой *Heliothis virescens* (F.) и другими видами зарегистрирована 60%-ная смертность личинок, в то время как в опытах со многими другими видами насекомых-вредителей никакого экономически существенного уменьшения численности личинок вредителя или наносимого ими вреда не наблюдали. Исходя из требо-

ваний нематод к влажности считают, что их следует применять либо во влажных микроместообитаниях, либо в сочетании с веществами, повышающими влажность (Webster, Bronskill, 1968), или, как предложили Гордон и Уэбстер (Gordon, Webster, 1974), в комбинации с патогенным микроорганизмом, например *B. thuringiensis* Berliner.

3.2.3.2. Reesimermis nielseni Tsai et Grundmann *на комарах*

Мермитиды — паразиты комаров — распространены во всем мире и, согласно Петерсену (Petersen, 1973), в 63 видах-хозяевах найдено свыше 20 видов мермитид. Они являются облигатными паразитами, поэтому большинство видов с трудом поддается недорогостоящему массовому разведению. В связи с этим ими стали серьезно интересоваться как агентами биологического подавления вредных насекомых только в последние годы. Но потенциально они перспективны, так как в общем хорошо приспособлены к своим хозяевам и довольно специфичны к ним. Кроме того, выходя из хозяина, они убивают его, а для созревания, спаривания и откладки яиц уже вне его пища им не требуется.

Петерсен и его сотрудники в Лаборатории по изучению комаров побережья Мексиканского залива (Луизиана) успешно исследовали, разводили в массовых количествах и испытывали в поле *R. nielseni.* Петерсен и Уиллис (Petersen, Willis, 1972a) разработали метод массового разведения с использованием 10 инвазионных личинок *R. nielseni* на 1 личинку комара. После недельного совместного содержания зараженных личинок комара переносили в неглубокие лотки, а затем в сборные сосуды. Выходящих свободноживущих личинок мермитид промывали и переносили на противни со стерилизованным песком, залитым тонким слоем воды. Здесь личинок хранили 3 нед, затем лишняя вода отсасывалась. В последующие 1—4 мес мермитиды линяли, спаривались и откладывали яйца. Примерно с середины этого периода яйца можно было собирать. Петерсен (Petersen, 1973) оценивает стоимость производства инвазионных личинок *R. nielseni* примерно в 7—10 центов за 1 млн. Продолжаются, пока безуспешно, попытки разведения этих паразитов in vitro.

Петерсен и Уиллис (Petersen, Willis, 1972b) предприняли в Луизиане в 1971 г. полевые эксперименты с наводняющим выпуском инвазионных личинок. На личинках видов *Anopheles* они получили среднюю экстенсивность заражения 33—65%. При использовании нематод в количестве 1000 особей на 1 м^2 площади против личинок второго возраста была получена экстенсивность заражения 94%. Дополнительные исследования на рисовых полях Калифорнии (Petersen et al., 1972) с использованием 1150 инвазионных личинок на 1 м^2 дали 80—85%-ное заражение *Anophe-*

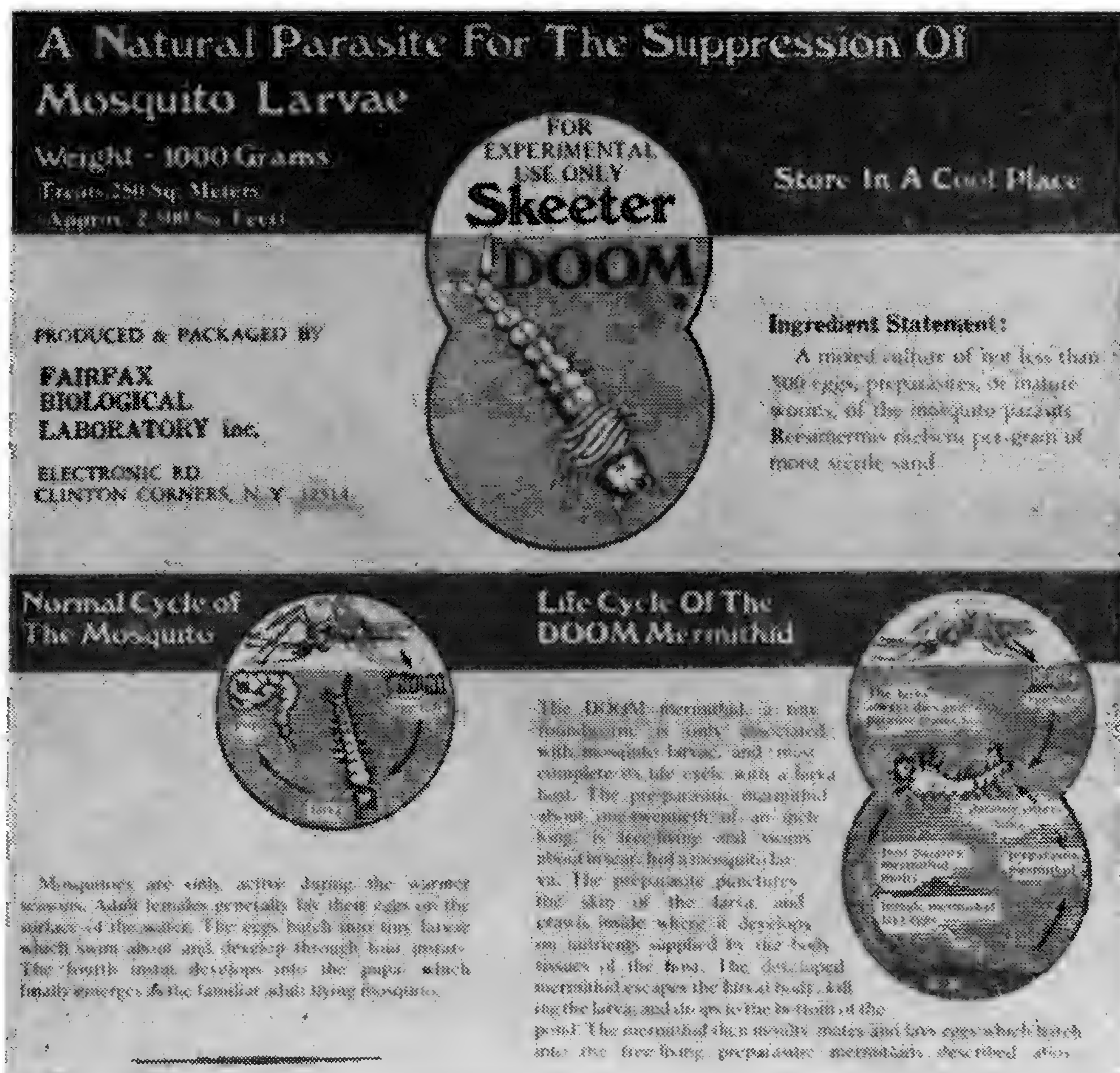


Рис. 15. Этикетка для контейнеров с *Reesimermis nielseni* Tsai et Grundmann, мермитидами, которые вскоре должны поступить в продажу для подавления популяций личинок комаров. (С любезного разрешения H. A. Chittick, Fairfield Biological Lab. Inc.)

les freeborni Aitken. Подобные ободряющие результаты были подкреплены данными о том, что после выпуска мермитиды сами обосновываются в среде на срок до трех лет. Все это привело к тому, что у Агентства по охране окружающей среды США было запрошено разрешение на экспериментальное применение мермитид против 6 видов комаров. Значение отмеченных высоких показателей заражения для подавления популяции должно быть выяснено в дальнейших, более обширных полевых опытах. Если результаты испытаний 1975 г. на северо-западе США подтвердятся, то *R. nielseni*, видимо, будет производиться и расфасовываться в биологической лаборатории «Фэйрфакс» в г. Клинтон-Корнерс, штат Нью-Йорк, и продаваться под названием «Skeeter Doom» («Смерть комарам») (рис. 15).

3.2.3.3. Виды рода Deladenus на рогохвостах Sirex

Один из самых замечательных результатов современного изучения нематод связан с подавлением рогохвостов *Sirex noctilio* в Австралии. Этот вид серьезно угрожает посадкам сосны Монтерея; так, в одном из лесов Тасмании рогохвосты всего за несколько лет погубили 40% всех деревьев (Bedding, Akhurst, 1974). Первое сообщение о нематодах, полученных из *Sirex,* принадлежит Зондагу (Zondag, 1962) из Новой Зеландии. Позже этих нематод описал Беддинг (Bedding, 1968), выяснивший также, что они питаются грибами и насекомыми (Bedding, 1967). Он обнаружил, что можно выращивать *Deladenus siricidicola* Bedding в течение нескольких поколений в лаборатории на двух грибах-симбионтах рода *Amylostereum,* переносимых рогохвостами.

Биология видов рода *Deladenus* крайне интересна. Как только хозяин начинает окукливаться, репродуктивная система мермитид быстро увеличивается, и вскоре каждая самка дает по нескольку тысяч яиц. Личинки выходят из яиц еще внутри родительской особи, покидают ее и переходят в репродуктивные органы куколки хозяина. Там они проникают либо в развивающиеся яйца самки, либо в семенники самца. Самки при этом стерилизуются, а самцы нет, так как большинство сперматозоидов к этому времени уже перешло в семенные пузырьки, куда нематоды не проникают. Самки рогохвоста откладывают зараженные яйца с симбиотическими грибами в ствол дерева. Личинки нематод выходят из яиц хозяина, питаются грибами и дают несколько поколений свободноживущих взрослых особей, питающихся грибами. В присутствии личинок *Sirex* личинки нематоды могут развиваться в инвазионных взрослых самок, которые после оплодотворения проникают в личинки *Sirex* и быстро увеличиваются в размерах. Затем цикл повторяется (Bedding, Akhurst, 1974).

Беддинг и Экхерст (Bedding, Akhurst, 1974) разработали метод культивирования гриба и нематоды с использованием пластинок картофельного агара с декстрозой, а позже модифицировали этот метод, приспособив его к нуждам массового разведения и применив 500-миллилитровые колбы, в каждой из которых образуется 3—10 млн. нематод. Этого количества хватает на заселение 100 погонных метров древесных стволов. Используя специально разработанный пробойник и подходящую среду для распространения нематод (вспененная желатина), один работник может заселить нематодами 100 погонных метрсв за 1 ч.

Полевые опыты, начатые в 1970 г. в северной Тасмании, показали, что *D. siricidicola* имеет блестящее будущее в защите леса. Каждый заселенный нематодами ствол дал примерно 50 заражен-

ных самок рогохвоста, и к 1972 г. 92% зараженных рогохвостом деревьев в районе выпуска нематод и 37% во всем этом лесном районе содержали нематод. Сейчас проводятся ежегодные оценки с целью проследить движение рогохвостов и нематод по мере их приближения к большим районам с видами деревьев, подверженными нападениям рогохвоста.

3.3. Хищные насекомые

Существуют различные определения того, что такое хищное насекомое и чем оно отличается от паразитоида (разд. 2.3.3.4). Основная отличительная особенность хищного насекомого состоит в том, что оно, как правило, съедает за свою жизнь не одну жертву, а несколько. Кроме того, большинство хищных насекомых и в неполовозрелых, и во взрослой стадиях свободно движутся при поисках и потреблении жертв. Многие хищники крупнее своих жертв, но не все. В некоторых случаях взрослые паразитоиды действуют как хищники, питаясь на хозяине и убивая его. Все эти данные приводят нас к заключению, что между хищниками и паразитоидами существует не резкая граница, а скорее размытая переходная зона.

3.3.1. Таксономия

В 1936 г. Суитмен (Sweetman, 1936), собрав литературные данные, насчитал в 14 отрядах около 167 семейств, в которых есть хищные виды насекомых. Через 22 года он добавил к этому списку 2 отряда и около 42 семейств (Sweetman, 1958). Большинство из них (но не все) питаются жертвами-насекомыми. Значительный вклад в литературу по таксономии и биологии хищных групп внесли Балдаф (Balduf, 1935, 1939), Клаузен (Clausen, 1940), Суитмен (Sweetman, 1958) и Сван (Swan, 1964). Все отряды, в которые входят хищные насекомые, играют большую роль в естественном подавлении численности их жертв, причем наиболее важными в биологическом подавлении вредных насекомых оказались Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera и Hemiptera. Здесь мы рассмотрим для примера лишь несколько семейств.

Хищные кокцинеллиды, или коровки (Coleoptera: Coccinellidae) (рис. 1), легко распознаются по яркой окраске разных оттенков красного, коричневого, бронзового и даже черного цветов. Надкрылья обычно пятнистые. Длина коровок 2—6 мм, форма полусферическая. Но самый таксономически важный признак этого семейства — трехчлениковые лапки. Небольшая голова, вооруженная жующими ротовыми органами, скрыта в углублении переднегруди. Антенны короткие, булавовидные. Личинки

обычно удлиненные, с постепенно сужающимся к заднему концу телом. Тело четко разделено на отделы и ярко окрашено в синий, черный и оранжевый цвета. На спине бородавки или шипы.

Жужелицы (Coleoptera: Carabidae) — это жуки в основном черного цвета, но некоторые виды имеют яркую металлически зеленую, синюю или пурпурную окраску. У большинства видов широкие надкрылья, более узкий пронотум и еще более узкая голова. Длина примерно от 2 мм до 25 мм. Антенны сужаются к концу и прикреплены между глазом и мандибулой с двух сторон головы. Длинные ноги позволяют этим жукам быстро двигаться. Личинки со слегка уплощенным тонким телом, суживающимся к заднему концу, который несет два шиповидных выроста. Ротовые органы личинок жующие.

Златоглазки (Neuroptera: Chrysopidae) — насекомые со стройным телом нежно-зеленого и с глазами золотого цвета, имеющие длинные и тонкие антенны. Они имеют четыре крыла приблизительно равной длины с зелеными жилками, обильно раздваивающимися у краев крыла. Имаго некоторых видов и все личинки златоглазок — хищники. Прожорливые веретеновидные личинки снабжены мощными серпообразными мандибулами. Ноги тонкие, покрытые волосками, по бокам тела идут ряды бугорков с шипами. Личинки обычно покрыты серыми, желтыми, зелеными, красными или черными пятнышками.

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) — общественные насекомые, часто обладающие полиморфизмом. Ротовые органы у них жующие. Антенны резко коленчатые, с очень длинным первым члеником. Тело четко разделено на сегменты, обычно самая узкая часть тела — грудь. Вздутая часть брюшка прикрепляется к груди коротким тонким стебельком, имеющим один или два бугорка, или выроста.

Насекомоядные мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae) являются хищниками в личиночной стадии (рис. 16). Внешний вид имаго разнообразен, некоторые имеют узкое тело, другие — широкое. Тело блестящего черного, металлически синего или зеленого цвета с яркими желтыми полосками, пятнами или волосками. Длина варьирует от 3 до 25 мм. Журчалки отличаются от всех других двукрылых присутствием на крыле продольной изолированной жилки между радиальной 4+5 и медиальной 1+2. Кроме того, эта продольная жилка пересекает радиомедиальную поперечную жилку. Личинки зеленые или бронзовые, удлиненные, безногие, имеют заостренные сосущие мандибулы.

Семейство клопов-слепняков (Hemiptera: Miridae) включает много хищных видов. Имаго 2,5—6 мм в длину, бархатистые на вид, часто ярко окрашены. Важные для систематики признаки — наличие кунеуса и одной или двух крупных ячеек в мембране переднего крыла. Хоботок и антенны имеют по 4 членика, глаз-



Рис. 16. Хищная личинка мухи-журчалки (сирфиды) среди жертв-тлей. (С любезного разрешения Graphics Unit, Canada Agriculture.)

ков нет. Тело вытянуто-овальное, часто покрыто тонкими волосками. Передние крылья длиннее брюшка, преобладающие цвета — комбинации зеленого, черного или красного с пятнами или полосками черного, желтого, белого или красного цветов. Ротовые органы сосущие. Метаморфоз неполный, нимфы также являются хищниками.

3.3.2. Биологические взаимоотношения

Биологические взаимоотношения между хищными насекомыми и их жертвами-насекомыми не отличаются разнообразием. Жертва либо поглощается с помощью жующих ротовых органов, как это происходит у богомолов (рис. 17), муравьев, коровок и т. д., либо высасывается с помощью сосущих ротовых органов,



Рис. 17. Хищник-полифаг — богомол *Tenodera aridifolia sinensis* Saussure ловит кузнечика. (С любезного разрешения Graphics Unit, Canada Agriculture.)



Рис. 18. Взрослый клоп-хищнец (сем. Reduviidae) через свой членистый хоботок высасывает личинку пилильщика.

как, например, у журчалок, златоглазок, клопов-хищнецов (рис. 18), клопов-щитников (рис. 19) и др.

Специфичность взаимоотношений хищных насекомых с их хозяевами изучалась не раз. Томпсон (Thompson, 1951b) подчеркивает, что хищники, как и паразитоиды, имеют полный набор органов чувств, а значит, могут распознавать жертву на расстоя-



Рис. 19. Три неполовозрелых клопа-щитника (сем. Pentatomidae) вместе высасывают одну жертву-личинку.

нии. Он убежден, что у 13 видов коровок, которых он выпустил для борьбы с двумя бермудскими щитовками родов *Diaspis* и *Lepidosaphes*, существует высокая специфичность к хозяину. Из 13 видов смог выжить и сохраниться только *Lindorus lophanthae* Blaisdell. Эксперименты в садках, проведенные Колберном и Эсквитом (Colburn, Asquith, 1970), показали важность обонятельной реакции для поисков жертвы, а Аллен и др. (Allen et al., 1970) подчеркивают при этом важность зрительных стимулов. Ходек (Hodek, 1973) в своей работе собрал большинство имеющихся данных по биологии кокцинеллид, особенно по взаимоотношениям их с жертвами.

Некоторые взаимоотношения между хищниками и жертвами сходны с уже рассмотренными взаимоотношениями между паразитоидами и хозяевами (разд. 3.1.2.2). Например, родолия *R. cardinalis* считается специфическим хищником желобчатого червеца и потому ее относят к монофагам. Подобным же образом *Scymnus impexus* (Mulsant) является хищником-монофагом хермеса *Adelges piceae* (Ratzeburg) (Delucchi, 1954). Вместе с тем встречаются и хищники-олигофаги с небольшим диапазоном хозяев. Например, личинки журчалок питаются только тлями, а *Laricobius erichsonii* Rosenhauer (Coleoptera: Derodontidae) питается хермесами родов *Adelges* и *Pineus* (Franz, 1958). Но наиболее распространены хищники-полифаги. К ним принадлежат богомолы, щитники, муравьи, стрекозы, осы, жужелицы и представители многих других семейств (Balduf, 1935, 1939; Sweetman, 1958). Эти виды-полифаги питаются самыми разнообразными видами.

У многих видов есть особые морфологические или биологические приспособления, делающие их эффективными хищниками. Богомолы имеют хватательные и удерживающие передние ноги, большие глаза и очень подвижную голову, что помогает им находить и ловить добычу. Личинки стрекоз обладают специализированными ротовыми органами для ловли водных животных, а взрослые стрекозы — отличные летуны — способны ловить жертв на лету. Взрослые жужелицы с их длинными ногами быстро бегают, догоняя жертв. Личинки муравьиного льва затаиваются в специально построенных ими ямках, поджидая неосторожную жертву. Муравьи в силу своего общественного образа жизни помогают друг другу в ловле жертв и транспортировке их в гнездо. Хищники часто парализуют жертву ядовитым жалом, и потому легко наполняют свои норки и гнезда запасной пищей для развивающегося потомства. Взрослые журчалки могут откладывать яйца прямо среди тлей, так что вышедшие из яиц личинки сразу оказываются рядом с пищей. Благодаря медленному движению и полусферической форме тела жуки-коровки, охотясь среди колонии жертв, не привлекают внимания муравьев, охраняющих тлей, что позволяет им беспрепятственно питаться. Клопы-щитники имеют мощные сосущие ротовые органы, они способны высасывать жертву, удерживая ее на весу.

Между группами хищников и внутри них существует некоторая конкуренция. Встречается каннибализм, когда происходит питание особями своего вида. В природе это бывает редко, но иногда способствует выживанию вида, если нет другой пищи. В лабораторных условиях, при скученности и ограниченных запасах пищи, каннибализм бывает часто. Некоторые коровки, только выйдя из яиц, способны питаться яйцами той же кладки, из которых не вышли личинки. У златоглазок благодаря тому, что их яйца расположены на стебельках, каннибализм и поедание яиц другими хищниками исключается. Мы уже упоминали, что общественные хищники, например муравьи, могут кооперироваться, помогая друг другу в ловле и транспортировке жертвы в гнездо. Особенно интересна в этом отношении группа лесных муравьев *Formica rufa* L. Муравьи, пасущие и тем самым как бы охраняющие тлей, часто приносят вред, так как они мешают взрослым паразитоидам откладывать яйца, а хищным личинкам — питаться. Иногда можно видеть, как несколько молодых особей необщественных хищников, например клопов-щитников, совместно питаются одним насекомым-жертвой (рис. 19).

3.3.3. Жизненные циклы некоторых хищников

Разнообразие в биологии хищных насекомых огромно, оно не уступает их численному и таксономическому разнообразию. Био-

тические и абиотические факторы вызывают значительную изменчивость даже внутри отдельных видов. Мы решили привести примеры жизненных циклов хищников двух видов, широко используемых в программах биологического подавления вредных насекомых.

3.3.3.1. Rodolia cardinalis Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae)

Хищник родолия *R. cardinalis,* видимо, чаще других упоминается в литературе по классическому биологическому методу. Его подробно описал Балдаф (Balduf, 1935), и здесь мы будем опираться во многом на данные его работы. Имаго этого вида спариваются, по-видимому, сразу же после выхода из куколки; летом до откладки яиц проходит 3—4 нед, а зимой 1—3 нед (Bodenheimer, 1932). Яйца откладываются поодиночке или небольшими группами. Период откладки яиц продолжается в среднем 57 дней (11—170 дней), и за это время самка в среднем откладывает 341 яйцо на яйцевые мешки жертв. Ежедневно самка откладывает в зависимости от времени года от 1 до 15 яиц (Bodenheimer, 1932). Личинка выходит через 6 дней и затем развивается (4 личиночных возраста) 22 дня. Стадия куколки продолжается почти 8 дней, а все развитие от яйца до имаго занимает 35 дней. Все указанные сроки при подъеме или падении температуры соответственно укорачиваются или удлиняются. В Палестине средняя продолжительность жизни взрослой самки 70 дней, а самца — 81 день (Bodenheimer, 1932), причем за год *R. cardinalis* дает здесь 6—7 поколений, а в Луизиане — 11 (Cressman, Dumestre, 1930).

Рацион личинок и имаго одинаков — это австралийский желобчатый червец. Крессман и Дюместр (Cressman, Dumestre, 1930) обнаружили, что спаривавшиеся яйцекладущие самки *R. cardinalis* поедают больше червецов, чем девственные самки или самцы. Хотя многие евроазиатские и североамериканские виды коровок на зиму собираются вместе и образуют скопления (Hagen, 1962; Hodek, 1973), *R. cardinalis* этого не делает.

3.3.3.2. Chrysopa carnea Stephens (Neuroptera: Chrysopidae)

C. carnea считается одной из самых важных златоглазок, применяемых в программах биологического подавления вредителей. Ее жизненный цикл во многом типичен для всего семейства. Характерные яйца на стебельках дают личинок в среднем через 9,5 (7—15) дней. Вышедшие личинки, по-видимому, не имеют запа-

сов питательных веществ, поэтому им приходится немедленно спуститься по стебелькам и начать поиски жертвы. Три личиночных возраста занимают, согласно Балдафу (Balduf, 1939), 12—28 дней, а по Суитмену (Sweetman, 1958) — 8—51 день. Надо учитывать, что эти и приводимые ниже данные о сроках получены в разных климатических условиях (температура, влажность и т. д.). Стадии предкуколки и куколки в коконе занимают в Германии (Balduf, 1939) в среднем 19,2 (11—21 день), в Израиле (Sweetman, 1958) 6—48 дней, а в Англии (Balduf, 1939) 15—31 день. Все развитие от яйца до имаго занимает в Германии и Англии 37—70 дней. Активная куколка выходит из кокона и вскоре линяет в имаго (Balduf, 1939). Сразу после подсыхания имаго спариваются. Как показано в Израиле, для продолжения откладки яиц требуются повторные копуляции. В кладке обычно 3—4 яйца, за жизнь самка откладывает 500—700 яиц (Sweetman, 1958). Число поколений зависит от климатических условий — оно колеблется от двух с лишним в Германии и Англии до семи в Израиле. Зимует обычно имаго, прячась в укрытиях.

Литературные данные о питании имаго *C. carnea* несколько противоречивы. В Израиле, как сообщают (Sweetman, 1958), *C. carnea* отказывается от живой пищи и питается медвяной росой и раздавленными тлями. Но наблюдалось также питание имаго *C. carnea* тлями и другими мелкими насекомыми. В Северной Америке обычно считается, что имаго *C. carnea* питаются медвяной росой, нектаром и пыльцой, а их личинки поедают почти всех садовых вредителей. Своими сосущими ротовыми органами они быстро высасывают жидкости тела из тлей, некоторых клещей, из яиц трипсов, бабочек, цикадок и т. д.

3.3.4. Пример программы массового разведения хищника: *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae)

Как уже отмечалось, необходимость «знать свое насекомое» особенно существенна в любой программе массового разведения, имеем ли мы дело с паразитоидами или хищниками (разд. 3.1.4). Основные условия успеха программы — подробные данные по биологии кормового растения, вида-жертвы и вида-хищника, квалифицированный научный персонал и современное оборудование.

Массовое разведение и периодический выпуск *C. montrouzieri* в целях борьбы с различными мучнистыми червецами — вредителями цитрусовых — продолжаются уже 60 лет. В ранний период (1916—1930) разведение хищника шло примерно в 16 инсектариях, но к 1963 г. благодаря успешной акклиматизации различных ввезенных паразитоидов и других хищников мучнистых червецов остались необходимыми только 4 инсектария. Основной вредитель, против которого разводят *C. montrouzieri*, —

виноградный мучнистый червец *Planococcus citri* (Risso) (Fisher, 1963). Смит и Армитедж (Smith, Armitage, 1931) разработали и опубликовали первые методики массового разведения *C. montrouzieri*, а Фишер (Fisher, 1963) сообщил о модификациях, внесенных до 1963 г. Ниже мы даем краткий обзор метода.

3.3.4.1. Подготовка кормового растения и жертв

Вид-жертву выращивают на картофеле сорта Блисс Трайамф. Это семенной картофель с красной кожицей, на ростках которого живут червецы. Клубни получают из Небраски и хранят на холоде примерно 3 мес, постоянно вентилируя помещение, чтобы предупредить их загнивание. После появления побегов клубни переносят в специальные лотки и покрывают увлажненной почвой. Лотки переносят в помещение для разведения коровок, держат там при температуре 21,1—23,3°С и поливают. Через 4—5 дней добавляют фунгицид. Воды добавлять надо столько, чтобы ростки сохраняли тургор. Освещение необходимо контролировать, чтобы не допускать побеления ростков. Через 3—4 нед — этот срок зависит от сезона — ростки достигают примерно 30 см в высоту, и их можно заражать червецом. Перед введением червеца за лотками развешивают мешки из обыкновенной мешковины.

Чтобы обеспечить чистоту культуры, мучнистого червеца получают обычно из инсектария, занимающегося его разведением. Личинки первого возраста накапливаются в карантинном помещении, а затем их переносят в помещение для заражения, где находятся проросшие клубни. Личинок стряхивают на ростки картофеля, и вскоре они дают яйцекладущих самок и новых личинок. В этих «кормовых комнатах» готовятся жертвы для массового разведения хищника. Личинкам позволяют переходить на свежесрезанные проростки с листьями, которые после их заселения переносят в помещение для разведения. Здесь их раскладывают на ростки картофеля, на которые вскоре и переходят личинки. В помещении поддерживается температура 23,3°С.

3.3.4.2. Разведение хищника

При температуре 23—26,7°С жизненный цикл *C. montrouzieri* занимает около 30 дней. В заранее подготовленном помещении для разведения, где находятся червецы возрастом 8 дней, на каждый лоток помещают колонии по 30—40 взрослых коровок. Они откладывают яйца на ростки и в лотки. Через 12 дней этих имаго заманивают на свет и собирают, чтобы в дальнейшем выпустить. Личинки хищника растут и созревают, а затем окукливаются в приготовленной заранее мешковине. Через 18 дней после того, как из лотков удалили имаго, появляются их взрослые

потомки. Их собирают на ткань, натянутую на окне. Отсюда их удаляют широкой воронкой и расфасовывают в баночки по 1000 особей. Сбор жуков продолжается около 21 дня, пока он не падает до 2000 особей в день с комнаты. При охлаждении до 15,6°С имаго можно держать в баночках 12—18 ч до выпуска.

Взрослых хищников выпускают в количестве примерно 20 на дерево. Каждое дерево получает в год 1—5 таких партий в зависимости от степени заражения вредителем. Расходы в 1963 г. оценены в 21,75 долл. на 1 га при трех выпусках. Стоимость ста имаго *C. montrouzieri* сейчас составляет 5 долл., их продает фирма «Rincon-Vitova Insectaries Inc.» в Калифорнии. Возможно, сложный процесс разведения удастся упростить благодаря ввозу и использованию устойчивых к холоду рас *C. montrouzieri* из областей Австралии с холодным климатом (Bartlett, 1974). Если эти насекомые переживут калифорнийскую зиму, то ежегодные периодические выпуски можно будет прекратить.

3.3.5. Примеры подавления вредителей с использованием хищных насекомых

Считается, что примерно треть успешных программ биологического подавления вредных насекомых можно отнести на счет интродукции и выпуска хищных насекомых (Sweetman, 1958). В основном это коровки, но используются также жужелицы, златоглазки, муравьи, журчалки и клопы-слепняки. Успешно подавляемые жертвы — это в основном равнокрылые. Хотя многими равнокрылыми [например, червецами *I. purchasi* и *A. aurantii* (Maskell)] на их родине питаются и паразитоиды, и хищники, на некоторых видах (например, на хермесе *A. piceae*) отмечены только хищники (McGugan, Coppel, 1962; Clark et al., 1971). Мы кратко рассмотрим здесь два примера интродукции хищных насекомых с успешными результатами и один пример — с перспективой успешных результатов.

3.3.5.1. Icerya purchasi Maskell (Homoptera: Margarodidae)

Родолия *R. cardinalis* хорошо известна всем специалистам по биологическому методу подавления вредных насекомых. Существуют подробные обзоры по этому виду (Doutt, 1964; DeBach, 1974). Мы тоже уже кратко касались истории успешного применения родолии против *I. purchasi* в Калифорнии (разд. 2.1.2). Следует добавить, что калифорнийский успех повторился в 30—50 странах мира, везде, где выпускали *R. cardinalis* (DeBach, 1960, 1974).

Особенно интересно, что еще одно доказательство ценности

этого хищника было получено в результате нарушения калифорнийской экосистемы цитрусовых. Обработка инсектицидами с целью подавить некоторых вредителей цитрусовых вызвала здесь рост численности других вредителей, в том числе желобчатого червеца. Видимо, такие инсектициды, как ДДТ, по-разному токсичны для червеца и его хищника, родолии. Червецам инсектицид практически не повредил, а родолия была уничтожена. Популяции червеца после этого гигантски размножились, нанеся большой ущерб цитрусовым плантациям (DeBach, 1947; DeBach, Bartlett, 1951). Такие же последствия были вызваны переносом пестицидов малатиона и паратиона с других культур, обработанных ими. Еще одна вспышка желобчатого червеца была вызвана «эффектом ловушки» (разд. 2.3.2.12), когда коровки попали в район, ранее обработанный инсектицидом. Такие нарушения исчезают не всегда быстро, так как некоторые инсектициды очень устойчивы. Бартлетт (Bartlett, 1964) указывает, что иногда нормальное равновесие восстанавливалось на плантациях только через 3 года, хотя в каждый последующий год колебания численности популяции становились все менее и менее резкими.

3.3.5.2. Perkinsiella saccharicida Kirkaldy (Homoptera: Cicadellidae)

Цикадка *P. saccharicida* была в начале XX в. серьезным вредителем сахарного тростника на Гавайях. Поскольку она заселила обширные плантации и причинила огромный ущерб, в 1904 г. был начат поиск полезных насекомых. Исследования естественных врагов велись в Австралии, на Фиджи, в Китае, на Филиппинах, в Новой Гвинее, в Японии и других странах, и в 1916 г. были ввезены и выпущены примерно 6 паразитоидов (DeBach, 1974). Пять из шести акклиматизировались и обеспечили удовлетворительное подавление вредителя почти на всех Гавайских островах, кроме тех районов, где почти весь год бывают большие осадки.

В 1919 г. в Австралии были предприняты дальнейшие поиски других полезных видов. Особенно ценными оказались глубокие и тщательно проведенные энтомологические исследования. Общепризнано, что большинство представителей сем. Miridae на разных растениях высасывают насекомых. Но в данном случае был найден представитель этого семейства — *C. mundulus* (Breddin), который является эффективным яйцевым хищником цикадки *P saccharicida.* В 1920 г. были проведены первые выпуски *C. mundulus,* завезенного из Австралии, и в том же году с Фиджи для выпуска и разведения был ввезен добавочный материал. К 1923 г. цикадка была подавлена, и это положение сохраняется до настоящего времени (DeBach, 1974).

3.3.5.3. Различные вредители из отрядов Lepidoptera и Hymenoptera

Первый известный случай применения тактики биологического подавления вредных насекомых отмечен в Китае около 900 г. н. э. (разд. 2.1.1). Чтобы апельсиновые рощи не давали «червивые» фрукты, там использовали муравьев. Хотя в XVIII—XIX вв. в Европе многие интересовались применением муравьев для регулирования численности вредителей леса, большинство подробных исследований ценности муравьев как хищников было выполнено только в XX в. в Италии, Германии и России (Franz, 1964b; Finnegan, 1974, 1975).

В группу рыжих лесных муравьев *F. rufa* входит примерно 8 видов, из них особенно важными для поддержания популяций вредителей леса в равновесном состоянии считаются три. Эти виды эффективны, многочисленны, агрессивны, питаются днем и ночью, создают крупные популяции-колонии со множеством гнезд и длительное время ведут широкие поиски пищи (Finnegan, 1975). Их рацион состоит из активных и покоящихся стадий чешуекрылых и перепончатокрылых, а когда их становится трудно найти, муравьи питаются медвяной росой тлей. Кроме уничтожения вредных насекомых, эти муравьи способствуют улучшению почвы и обогащению видового состава растений (Finnegan, 1974).

Внутриареальный перенос местных естественных врагов может быть хорошим методом использования многих полезных видов насекомых (Clausen, 1956; McLeod, 1962). Муравьи не исключение. Согласно Францу (Franz, 1964b), муравьи группы *F. rufa* часто перевозились, особенно в Италии и Германии. Они показали свою эффективность как хищники-полифаги лесных гусениц и личинок пилильщиков. По-видимому, муравьи обычно специфичны к определенному виду жертв, особенно если этот вид обилен. Финнеган (Finnegan, 1974) ссылается на работу Брунса в Германии, который нашел, что муравьям требуется около двух недель, чтобы перейти на поедание личинок соснового пилильщика *Prestifora abietina* Christ во время вспышки его численности. Личинки этого вида составляли до 90% рациона колонии муравьев. Численность гусениц соснового походного шелкопряда *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiffermüller) тоже сильно сократилась, и после этого муравьев перевезли из Альп в Апеннины в Италии, чтобы ускорить их распространение в этом районе (Franz, 1961b). Франц (Franz, 1964b) отмечает существенный побочный эффект от совместного присутствия рыжих лесных муравьев и сравнительно безвредных тлей в хвойных лесах. Муравьи стимулировали продукцию медвяной росы тлями, и пасечники стали собирать по меньшей мере на 50% больше меда, чем в тех районах, где не было *Formica*.

Отсутствие рыжих лесных муравьев в Северной Америке побудило Финнегана (Finnegan, 1975) изучить возможность межконтинентального переноса их из Европы (Италия) в восточную Канаду. Он решил, что такой эффективный факультативный хищник был бы полезен для лесной экосистемы Канады, особенно в районах со смешанным составом хвойных пород. Поэтому собранные на севере Италии *Formica lugubris* Zetterstedt в 1971 г. были перевезены в Канаду и выпущены (Finnegan, 1975). В следующие два года расположение гнезд в колонии значительно изменялось, но Финнеган считает, что к 1973 г. популяция из завезенного миллиона с небольшим выросла до 3 000 000 и более. Акклиматизация совершилась, но не следует забывать о значительной конкуренции со стороны местных муравьев и об активном поедании муравьев птицами.

3.4. Хищные беспозвоночные

Возможности использования хищных беспозвоночных (кроме насекомых) в программах биологического подавления вредных насекомых пока мало исследованы. В группах Araneida (пауки), Acarina (клещи), Hydrozoa (гидры) и Turbellaria (планарии) можно найти виды, перспективные в этом отношении. Во все четыре группы входит много хищных видов, некоторые из них уже использованы или планируются к использованию в программах подавления вредных насекомых. В качестве объектов подавления наибольшее внимание привлекают водные вредные насекомые, имеющие медицинское значение, особенно комары. Но в недавнем обзоре Легнер и др. (Legner et al., 1974) смогли привести только 10 примеров этого направления, и в основном это их собственные работы, выполненные в Калифорнии.

3.4.1. Пауки (Arthropoda: Araneida)

Представители этой большой группы встречаются повсюду. Они питаются в основном насекомыми и, следовательно, должны уничтожать огромные их количества. Тенетные пауки зависят в своем питании от тех организмов, которые запутываются в их неподвижных сетях, поэтому, чтобы уменьшить популяцию какой-либо определенной жертвы, они должны быть сами особенно многочисленными. Вместе с тем агрессивные бродячие пауки часто придерживаются определенных местообитаний, и если они совпадут с местообитаниями какого-либо вредного насекомого, то популяция последнего может быть подавлена. Полевых наблюдений над поведением и тенетных, и бродячих пауков во время питания очень много, но из-за ограниченности объема книги мы не может включить их сюда. Изучая завезенного в Америку сосно-

вого пилильщика, Коппел и Смайс (Coppel, Smythe, 1963) отметили на веймутовой сосне вместе с личинками пилильщика богатую фауну пауков. Оценки выедания сделано не было, но пауки рода *Xysticus* встречались часто и явно уничтожали большие количества личинок пилильщика.

Сообщений о практическом использовании пауков немного (Sweetman, 1958). *Thanatus flavidus* Simon был с успехом применен для уничтожения постельных клопов (*Cimex*) в лагерях греческих беженцев (Lorando, 1929). В Германии Хазе (Hase, 1930) ввел тот же вид в помещение вивария и отметил успешное подавление постельных клопов. Недавно Берджес (Burgess, 1976) указал на длительный полезный эффект больших общинных паутин общественного паука *Mallos gregalis* для жителей селений вблизи Гвадалахары в Мексике. Они издавна называют этого паука «эль москеро» — мухолов. Когда в дождливый сезон мухи становятся особенно многочисленными, в домах размещают покрытые паутиной ветки деревьев точно так же, как у нас используют липкую бумагу.

3.4.2. Клещи (Arthropoda: Acarina)

Хотя в этот отряд входят и клещи-кровососы, нас интересуют только клещи, питающиеся разными видами насекомых. Клещи в основном наземные животные, и примерно 50 их семейств из более чем 180 включают паразитов и хищников насекомых (Nutting, 1968). Большинство примеров, рассмотренных Суитменом (Sweetman, 1958), — естественные хищники клещей-фитофагов или насекомых, но лишь немногие из них использовались для биологического подавления вредных насекомых. Филлипсен (Phillipsen, 1975) сделал обзор литературы по взаимоотношениям между клещами и насекомыми и отмечает, что в разных формах симбиоза (в широком смысле этого термина) с клещами участвуют представители не менее 11 отрядов насекомых. Есть немало сообщений об эффективности некоторых видов в уменьшении популяций вредных насекомых в естественных условиях, но направленные программы подавления с применением клещей редки.

Уилсон (Wilson, 1960) рассмотрел программу биологического подавления ногохвостки *Sminthurus viridis* (L.) в Австралии. Этот вид вредит клеверу и другим пастбищным растениям по всей Австралии, особенно на западе и юге материка. Он завезен в Австралию и имеет палеарктическое происхождение. В 1931 г. в Австралии был найден хищный европейский клещ *Biscirus lapidarius* (Kramer) из сем. Bdellidae, вероятно случайно завезенный сюда. Программа разведения дала достаточные количества *B. lapidarius* для рассылки в районы, страдающие от *S. viridis*. Вы-

пуск клещей проводили с 1933 по 1941 г. Хотя клещ встречался в некоторых районах и до выпуска, программа выпусков ускорила его расселение по новым пастбищам с клевером, поскольку он сам обладает низким расселительным потенциалом. В некоторых районах Австралии он явно имеет большое значение как агент подавления *Sminthurus viridis*, а в других районах его ценность сомнительна. Возможно, неэффективность клеща здесь объясняется неблагоприятными физическими факторами.

3.4.3. Гидра (Coelenterata: Hydrozoa)

Гидры — одиночные полипы, очень распространенные в большинстве пресноводных водоемов. Харгривс (Hargreaves, 1924) одним из первых отметил нападение гидр на личинок комаров, а Кьюреши и Бей (Quereshi, Bay, 1969) провели эксперименты для оценки эффективности *Hydra americana* Hyman против личинок *Culex peus* Speiser и предположили, что этот вид может быть полезным, если удастся наладить массовое производство эмбрионов гидр в оболочках. Легнер и Медвед (Legner, Medved, 1972) изучали естественных хищников комаров в Риверсайде (Калифорния) перед тем, как проводить крупномасштабные полевые опыты. Позже им удалось провести массовый выпуск гидр против природных популяций двух видов комаров.

В полевых экспериментах в Калифорнии использовалась линия вида *Chlorohydra viridissima* (Pallas) (рис. 20), имеющаяся в Калифорнии (Yu et al., 1974). Предварительные испытания *C. viridissima* на приспособляемость к различным водам показали, что 8 из 10 мест выпуска оказались подходящими. Один вид комаров *Aëdes nigromaculis* (Ludlow) преобладал на орошаемых пастбищах, а другой — *Culex tarsalis* Coquillett — в разлившихся водах реки и в утиных прудах. В каждое из этих местообитаний в садках из сетки площадью 1 м^2 помещали по 500—1500 гидр в разных экспериментах. В июле на орошаемом пастбище популяции *A. nigromaculis* сократились более чем на 67%, а в сентябре — декабре в утиных прудах плотность *C. tarsalis* была сокращена почти на 80%. Плотность *C. viridissima* выросла во всех местах выпуска, и многие гидры перезимовали у Риверсайда без пищи. Одно из преимуществ гидр, кроме легкости их массового разведения,— это наличие инцистированных эмбрионов с пониженной жизненной активностью, которых можно хранить вплоть до расселения, правда, слишком длительное хранение (более 2 мес) без пищи может вызвать уменьшение размеров эмбрионов. Ю и др. (Yu et al., 1974) рекомендуют по мере возможности способствовать размножению уже имеющихся в водоемах гидр для того, чтобы они подавляли комаров.

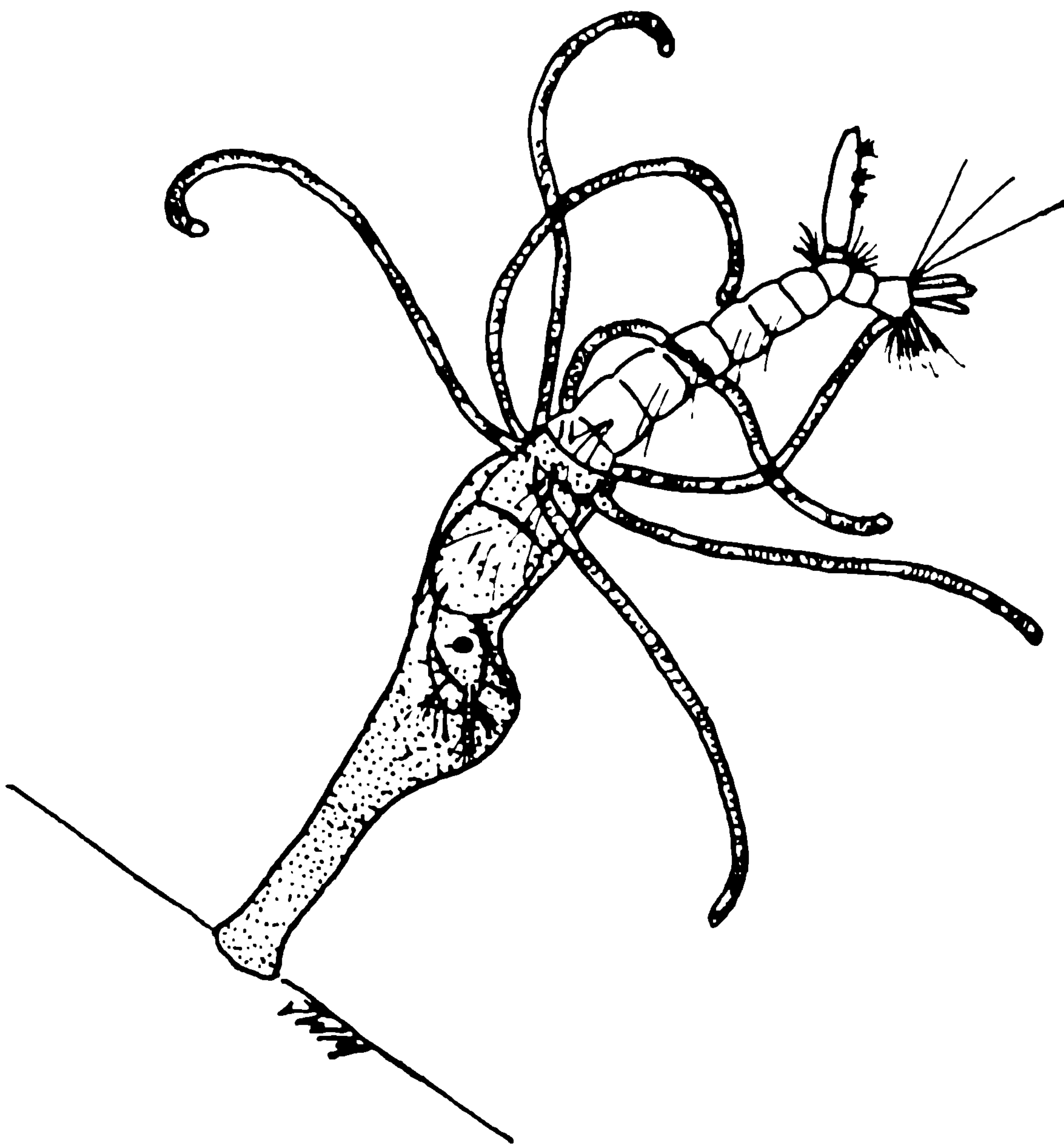


Рис. 20. Зеленая гидра *Chlorohydra viridissima* (Pallas) заглатывает личинку комара.

3.4.4. Планарии (Platyhelminthes: Turbellaria)

В отряд Tricladida входят свободноживущие, главным образом пресноводные виды, хотя сюда относятся и некоторые морские и наземные плоские черви. В ручьях и прудах США наиболее распространен вид *Dugesia dorotocephala* (Woodworth). В связи с тем что его легко получить от большинства поставщиков экспериментальных животных, он изучался наиболее интенсивно. В книге Вилли и др. (Villee et al., 1968) собрано множество данных о морфологии, питании, пищеварении, движении, водном балансе, выделении, размножении, регенерации и полярности этого вида. Полученной информации в основном достаточно для рассмотрения *Dugesia dorotocephala* как потенциального агента подавления вредных насекомых. Лабораторные исследования ясно показали, что планарии способны уничтожать большое количество комаров, даже больше, чем им нужно для нормального питания. В настоящее время ощущается острая необходимость чем-то заменить инсектициды в подавлении комаров и мокрецов, и если будет налажено разведение планарий, то они могут оказаться подходящим фактором подавления. Их естественные популяции сами по себе, как правило, не дают подав-



Рис. 21. Планария *Dugesia dorotocephala* (Woodworth) пожирает личинку комара *Culex*. (С любезного разрешения E. F. Legner, Калифорнийский университет, г. Риверсайд.)

ления в нужной степени. Согласно Легнеру и др. (Legner et al., 1975), планария *D. dorotocephala* поддается массовому разведению, легко хранится, удобна для применения в зараженных вредителями районах и может применяться в очень мелких или временных водоемах, где не встречаются рыбы, питающиеся комарами или хирономидами.

Самые серьезные усилия по уменьшению численности кровососущих комаров и хирономид с помощью планарий были предприняты Легнером и др. (Legner et al., 1975c) в Калифорнии. Эти авторы начали свои эксперименты в 1971 г. после того, как заметили, что в прудах, где они выращивали комаров, планарии уничтожили комаров *Culex*. В дальнейших опытах с усиленным кормлением и скучиванием планарий они интенсивно размножались делением, и в одном эксперименте в июле — августе 1973 г. планарии за 26 дней сократили численность личинок *Culex* более чем на 90%. *D. dorotocephala* потребляет все стадии комаров, хотя явное предпочтение отдает более старшим. Планарии выделяют слизь, эффективно обездвиживая ею личинок-жертв, которые затем частично обволакиваются телом планарии и постепенно высасываются досуха (рис. 21). Полевые исследования

1973 и 1974 гг. проводились в вырытых в земле «садках» размером 3×6,5 м, зараженных личинками комаров и засаженных в мае рисом. Уровень воды варьировал от 0,3 до 0,5 м; он поддерживался системой водоснабжения, дающей примерно 7500 л в день. Планарии вселялись в количестве примерно 29 особей на 1 м^2, после чего начинался регулярный отбор проб. К 26 июля, через месяц после вселения планарий, популяции личинок комара сократились на 68%, а к 10 августа — на 80%. Различие с контрольными «садками» без планарий было статистически значимым на 90%-ном уровне достоверности. В среднем за сезон (с июля по октябрь) по сравнению с контролем уничтожалось 73% личинок, а увеличение числа вселяемых планарий до 115 особей/м^2 позволяет получить и большее подавление. Поскольку в начале сезона было уничтожено 80% куколок, после августа выход комаров из прудов с планариями прекратился. Популяция планарий в прудах удваивалась примерно каждые 30 дней, а в лаборатории она может удвоиться за 5—7 дней. Легнер и др. (Legner et al., 1975b) полагают, что планарии вполне заменяют химические инсектициды в программах подавления некоторых водных вредителей.

3.5. Хищные позвоночные

Примеры использования хищных позвоночных в программах биологического подавления вредных насекомых немногочисленны, но они дают представление о возможностях применения этих животных. Основы такого применения мало отличаются от принципов применения беспозвоночных паразитоидов или хищников (разд. 2.3). Методы также сходны, они состоят либо в интродукции чужеземных видов в новые для них области, либо в поощрении размножения местных видов путем периодического выпуска или изменения местообитания (разд. 2.3.2 и 4.2.2). Суитмен (Sweetman, 1958) собрал подробные данные о питающихся насекомыми хордовых из следующих групп: Pisces (рыбы), Amphibia (саламандры, лягушки, жабы), Reptilia (змеи, ящерицы), Aves (птицы) и Mammalia (кроты, землеройки, летучие мыши, мыши, скунсы, броненосцы, муравьеды и др.). Проведено множество наблюдений за поведением хищников в природе, собраны данные о содержимом их желудков. Однако во многих случаях количественные данные об эффективности позвоночных, используемых для подавления вредных насекомых, недостаточны или вообще отсутствуют. Ниже мы рассмотрим успешные программы подавления вредных насекомых с участием представителей четырех групп позвоночных, обсуждавшихся Суитменом (Sweetman, 1958).

3.5.1. Рыбы (Pisces)

И в пресных и в солоноватых (прибрежных морских) водах тропического и умеренного пояса много мелких видов рыб, питающихся насекомыми. Большинство насекомых, потребляемых ими, не являются вредными или экономически важными для человека. И все же есть смысл использовать рыб для биологического подавления вредных насекомых, так как они поедают и личинок комаров, имаго которых разносят возбудителей болезней (малярии, желтой лихорадки и т. д.), в их рацион входят и другие водные личинки кровососущих двукрылых, досаждающих человеку. Наиболее важные, эффективные и широко используемые виды рыб относятся в основном к сем. Poeciliidae, а некоторые — к сем. Cyprinodontidae. Много потенциально полезных видов и в других группах, перечисленных Суитменом (Sweetman, 1958). Для программ подавления комаров наиболее желательны рыбы, обладающие следующими признаками: быстрое размножение (высокая плодовитость, короткий жизненный цикл), малый размер взрослой особи, сбор пищи с поверхностной пленки воды, предпочтение личинкам комаров, но вместе с тем способность жить и на другой пище; способность проникать в заросли растений в поисках жертв, выносливость (для пересылки и колонизации) и устойчивость к загрязнениям (Sweetman, 1958; Legner et al., 1974). Высокая стоимость вспомогательных мер по уничтожению водных сорняков — применение механических косилок или гербицидов — заставила изучить в системах орошения и озерах Калифорнии возможности использования растительноядных рыб. В настоящее время весьма перспективными в подавлении водных сорняков считаются африканские виды рода *Tilapia* из семейства цихлид. Уничтожая сорняки, мы лишаем личинок комаров их укрытий, что облегчает гамбузии и другим хищникам доступ к этим личинкам (Legner et al., 1975a).

3.5.1.1. Cyprinodontidae

Члены этого семейства распространены почти во всех умеренных и тропических или же только в тропических районах Америки, Африки, Южной Европы, Азии и в индо-малайском районе (Sweetman, 1958). Эти мечущие икру виды нерестятся главным образом на мелководье. Икринки приклеиваются ко дну или к водным растениям. Период нереста зависит от климатических условий, но в тропических районах он продолжается почти круглый год. Мальки выходят через 5—20 дней, а развитие до половозрелых особей занимает 3—12 мес (для тропических районов характерны меньшие сроки).

Лабораторные эксперименты, проведенные в 1912 г. на Сей-

шельских островах, показали высокую ценность *Pachypanchax playfairi* (Günther) как хищника комаров (Greathead, 1971). Хотя этот вид никогда практически не применялся на Сейшельских островах, его особи были пересланы в Восточную Африку (Занзибар), где, насколько известно, в колодцах и резервуарах с чистой водой, содержащей личинки комаров, были получены хорошие результаты. Эту рыбу из карпозубых выпускали и в окрестные болота, но пока ничего нельзя сказать о результатах выпуска.

3.5.1.2. Poeciliidae

Родина видов этого семейства — умеренная и тропическая зона Америки. Это живородящие рыбы. Анальный плавник самцов видоизменен в вытянутый стержневидный копуляторный орган (рис. 22). Как правило, они размножаются круглый год, кроме видов, живущих на северной границе распространения семейства. Обычно в борьбе с комарами используются виды *Gambusia affinis* (Baird et Girard) и *Poecilia reticulata* Peters, причем наиболее важным является сейчас первый из них. Гамбузия *G. affinis,* по-английски часто называемая «комариной рыбой», достигает половой зрелости через 2—3 мес после рождения. С увеличением размеров самки растет и размер выводка, вплоть до максимума в 200 мальков. Число выводков в год варьирует в зависимости от местности, довольно часто оно равно 4—6 выводкам в год. Гуппи *P. reticulata* еще более плодовита, чем гамбузия (Sweetman, 1958).

G. affinis считается сейчас космополитом, так как еще с начала XX в. она расселена и акклиматизирована практически во всем мире. Одна из самых ранних интродукций проведена в 1905 г. на Гавайях. Согласно Легнеру и др. (Legner et al., 1974), рыб расселяли в количестве 2500—5000 на 1 га и через два месяца достигали полного подавления комаров. Хой и Рид (Hoy, Reed, 1971) выпустили в середине весны 250—500 беременных самок на 1 га в калифорнийских рисовых полях и отметили значительное подавление комара *C. tarsalis* Coquillett. На юго-востоке США в 20-х гг. отмечено примерно 60%-ное подавление гамбузией *Anopheles quadrimaculatus* Say (Brown, 1973). В 1927 г. были проведены интродукции в Малагасийскую Республику (Мадагаскар), и через два года сотни тысяч рыбок обитали в водных путях вокруг районов выпуска. К 1934 г. они широко распространились и стали давать хорошие результаты. Были проведены дополнительные выпуски, и сейчас гамбузия считается важным фактором подавления анофелеса на Мадагаскаре, особенно в местообитаниях с открытыми водными пространствами (Greathead, 1971). Но, поскольку гамбузия вытеснила мно-

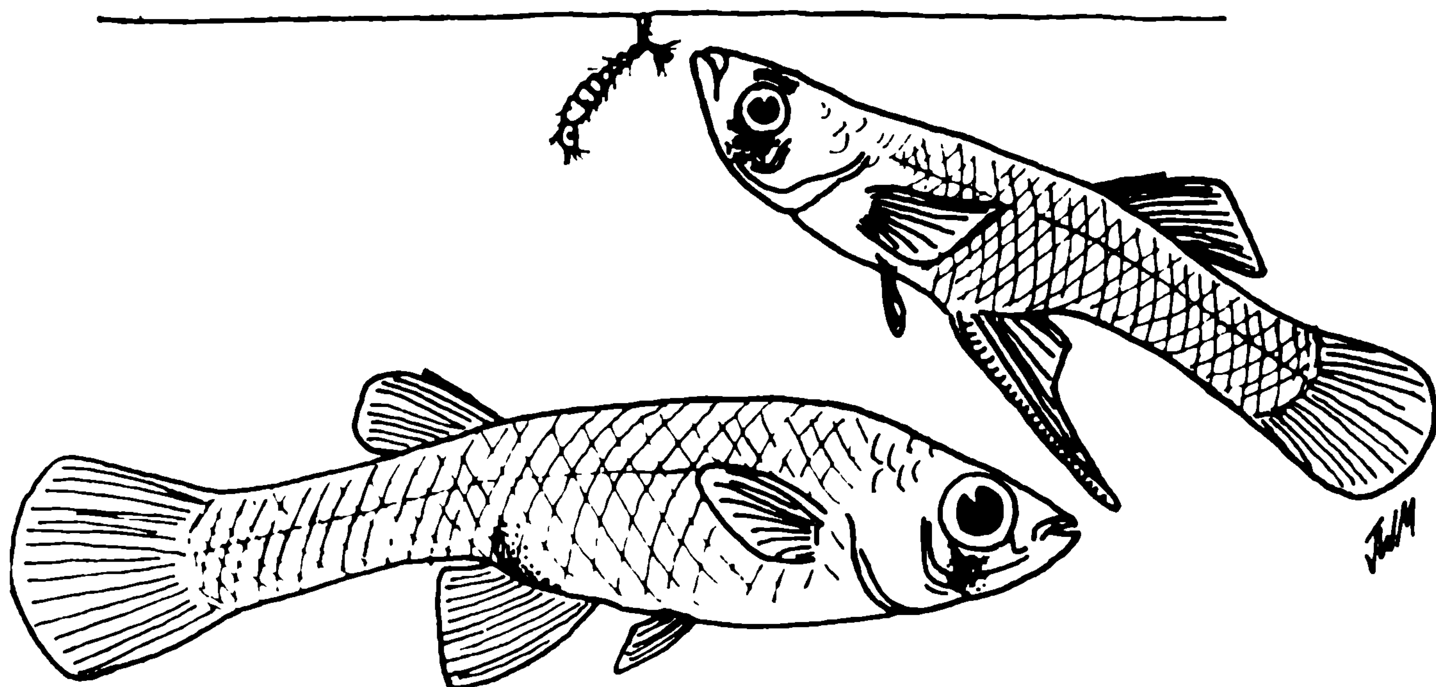


Рис. 22. Самец *(вверху)* и самка *(внизу)* гамбузии *Gambusia affinis* (Baird et Girard) (Sweetman, 1958).

гие местные виды, сейчас в Африке планируется способствовать размножению местных форм, таких, как виды рода *Epiplaytys* (Brown, 1973). В Иране первые выпуски гамбузии были проведены в северных провинциях с 1922 по 1930 г., а в 1966 г. материал из этих провинций был расселен по южному Ирану, чтобы подавить четыре вида комаров *Anopheles*. В 1969 г. на юге Ирана было выведено и расселено свыше 1,5 млн. гамбузий. Считается, что роль *Gambusia* в иранской программе искоренения малярии достаточно велика, хотя ее вклад трудно оценить на фоне всех мероприятий программы. Pāo и др. (Rao et al., 1971) рассмотрели положение гамбузии в Юго-Восточной Азии и Океании и отметили, что она присутствует в большинстве районов.

Недавно группы активистов — защитников окружающей среды выдвинули возражения против искусственного расселения гамбузии повсюду, без разбора. Они заявляют, что присутствие этого вида иногда угрожает существованию местных видов рыб или другой водной фауны, например хищных беспозвоночных; некоторые из них вообще элиминируются (Legner et al., 1974). Сейчас в Калифорнии изучаются местные виды рыб как возможная замена для *G. affinis* в полувысыхающих водоемах. Легнер и др. (Legner et al., 1975b) изучали эффективность хищной рыбы карпозубика *Cyprinodon macularius* Baird et Girard на комарах *Culex* и хирономидах. Они показали, что в больших мелких прудах карпозубик вызывал прекращение размножения комаров через 4 нед после вселения. Карпозубики уничтожают личинок комаров, даже если они укрыты в плавающих водорослевых подушках. Эффективность выедания хирономид сильно варьировала.

Несмотря на возражения против расселения гамбузии, запасные размножающиеся популяции поддерживаются либо органи-

зациями по борьбе с комарами (в Калифорнии), либо агентствами по борьбе с переносчиками с целью обеспечить материал для выпуска в помощь акклиматизированным естественным популяциям, обедняющимся из-за вылавливания.

Вид *P. reticulata* происходит из северной части Южной Америки и широко расселялся для подавления комаров. В некоторых тропических районах *P. reticulata* предпочитают гамбузии (Legner et al., 1974), особенно из-за доказанной Сьогреном (Sjogren, 1972) его большей устойчивости к загрязнению. Рао и др. (Rao et al., 1971) сообщают о выпуске и успешной акклиматизации *P. reticulata* в Шри Ланке, видимо, против анофелесов. Он был также акклиматизирован в пресных и солоноватых водах юга Индии, где отмечено успешное подавление *Culex pipiens fatigans* Wiedemann в канале со сточными водами. Грейтхед (Greathead, 1971) дает обзор успешной интродукции *P. reticulata* в Сенегале и сообщает о полном подавлении *Anopheles* spp. в сильно зараженном ими пруде за 47 дней. В Восточной Африке специальные выпуски не проводились, но есть некоторые запасы этого вида для использования в дренажных канавах. В Малагасийской Республике *P. reticulata* успешно акклиматизировался, но считается только полезным вспомогательным средством подавления в тех случаях, когда другие методы не пригодны.

3.5.2. Земноводные (Amphibia)

Земноводные — саламандры, лягушки и жабы — живут в неполовозрелых стадиях в воде. Большую часть рационов и неполовозрелых и взрослых особей составляют насекомые. Использование земноводных в программах биологического подавления вредных насекомых было пока крайне ограниченным. Существуют многочисленные сообщения о составе их рациона (по содержимому желудков) и об их прожорливости как в природе, так и в лаборатории (Sweetman, 1958). В лесных районах близ воды мы часто наблюдали квакш рода *Hyla,* питающихся активными имаго завезенного в Америку соснового пилильщика (Coppel, Benjamin, 1965). Наиболее важным фактором, вызывающим нападение этих хищников, как и для большинства земноводных, является движение жертвы.

Насколько мы знаем, жабы — единственные из земноводных, активно применявшиеся для подавления вредных насекомых. Наши наиболее распространенные жабы входят в сем. Bufonidae, а несколько видов, имеющих особое практическое значение, относятся к роду *Bufo.* Как правило, кожа жаб грубая, неровная — под бугорками скрываются многочисленные подкожные ядовитые железы. Хотя жабы могут жить в более сухих областях, чем лягушки, в период размножения им приходится дер-

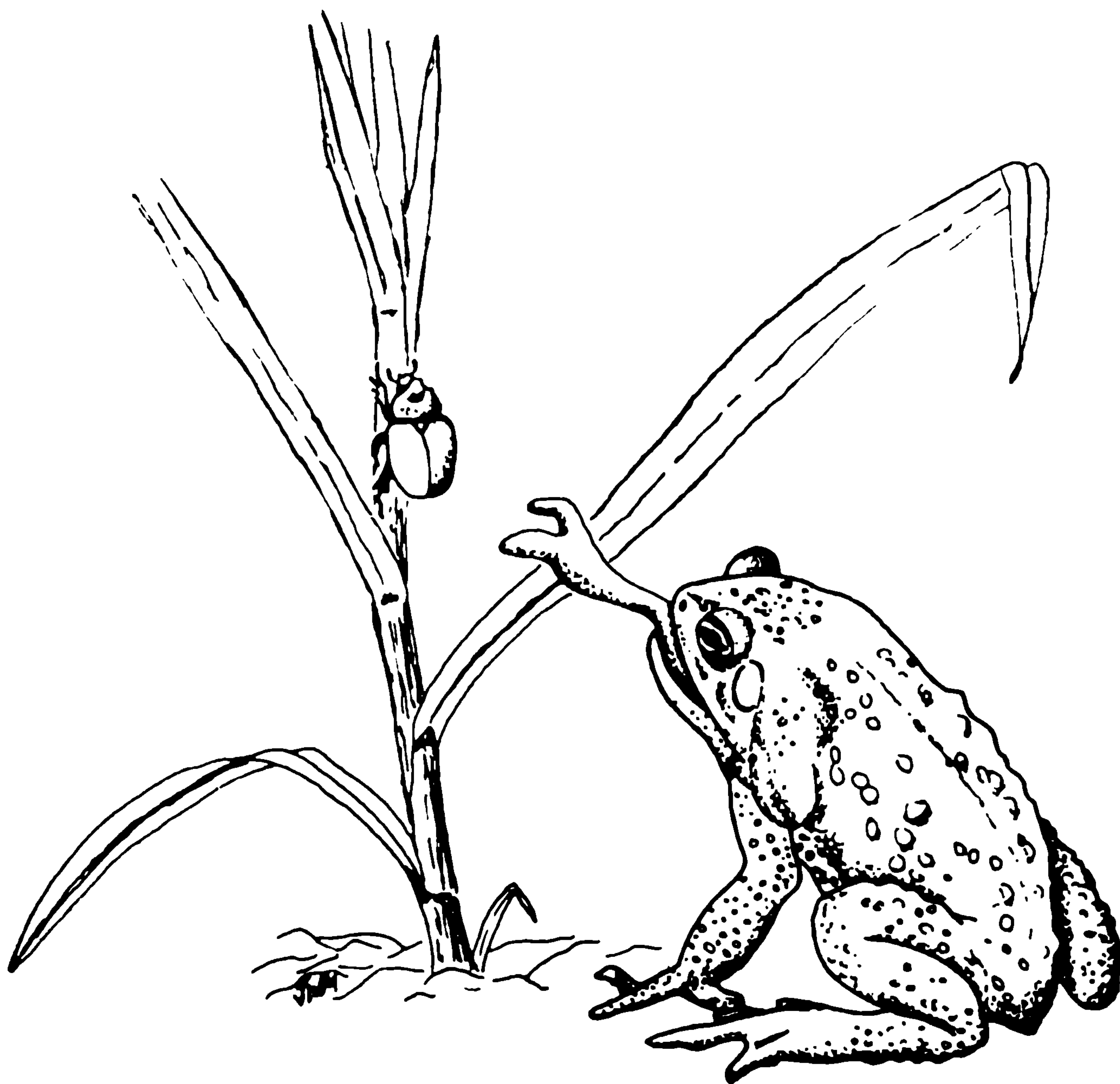


Рис. 23. Жаба ага *Bufo marinus* (L.) нападает на жука-носорога *Strategus sp.*— вредителя сахарного тростника.

жаться близ воды. Икру они обычно откладывают в виде желеобразных масс или студенистых нитей. Стадия головастика сравнительно короткая, молодые жабы быстро переходят к наземному образу жизни, питаясь любыми движущимися организмами, которые они только могут проглотить (Weber, 1938).

Жаба ага *Bufo marinus* (L.) (рис. 23) живет в Америке, ее ареал простирается от долины Рио-Гранде в Техасе по южной Мексике и Центральной Америке до юга Перу и севера Аргентины (Leonard, 1933). Она является также местным видом на некоторых островах Карибского моря (а может быть, успешно акклиматизировалась там). Взрослые особи достигают огромных размеров, согласно одному сообщению из Бразилии,— до 23 см. Самки крупнее самцов и темнее по окраске. Окраска тела сильно варьирует, включая оттенки коричневого, желтого, красного и черного, а ноги белые или желтые, с возможными промежуточными оттенками. В тропиках, например в Пуэрто-Рико, размножение идет, видимо, круглый год или по крайней мере весь сезон дождей. Мелкие бледно-желтые икринки заключены в пенистую желеобразную массу и откладываются на берегах прудов или по краям луж. В одной кладке может быть до

10 000 икринок. Через 24—48 ч из них выходят головастики, питающиеся желеобразной массой. Молодые жабы длиной 6 мм выходят на сушу и через 3 мес достигают размера около 7,6 см. На Фиджи весь цикл развития до половой зрелости занимает примерно 11 мес (Sweetman, 1958). Взрослые *Bufo* живут очень долго, на Гавайях отдельные особи жили в клетках до 16 лет.

Интродукции *B. marinus* в Эфиопии оказались безуспешными (Greathead, 1971), а в Юго-Восточной Азии и Тихоокеанском районе, хотя и была отмечена акклиматизация этих жаб (Rao et al., 1971), эффективного подавления вредителей не наблюдалось. Да и на Филиппинах эта жаба не только не проявила себя как полезный хищник, но способствовала элиминации местной лягушки *Rana* и уничтожала цыплят, перекусывая им шею.

Но на островах Фиджи, куда *B. marinus* была интродуцирована в 1936 г., она, видимо, помогла уменьшить популяции гусениц шелкопрядов и совок (Rao, 1971). Наиболее успешная интродукция *B. marinus* отмечена в Пуэрто-Рико, куда ее впервые ввезли в 1920 г. для подавления июньского жука, медведки и тараканов (Leonard, 1933). Анализ содержимого желудков жаб, собранных в районах выращивания сахарного тростника, показал, что 51 % рациона *B. marinus* составляют опасные вредители сельского хозяйства, в основном жуки *Phyllophaga*. Согласно Леонарду (Leonard, 1933), жаба ага была важным фактором в решении проблемы с личинками хрущей. Как было установлено при наблюдении на банановых плантациях, каждая жаба съедает за ночь в среднем 12 жуков. Суитмен (Sweetman, 1958) сообщает о почти полном истреблении жука-носорога сахарного тростника *Strategus* на молодых посадках сахарного тростника в Пуэрто-Рико. Однако со времени этих успешных попыток биологического подавления вредных насекомых произошли значительные, неблагоприятные для жаб изменения в практике ведения сельского хозяйства. В процессе осушения уничтожаются удобные для их размножения места; химические инсектициды, применяемые против личинок комаров, истребляют головастиков, а сокращение популяций личинок хрущей затрудняет выживание *B. marinus*.

3.5.3. Птицы (Aves)

Способность к полету, имеющаяся среди позвоночных практически только у этой группы, ставит птиц в преимущественное положение, сравнимое с положением насекомых среди беспозвоночных. Естественно, местообитания птиц и насекомых тесно взаимосвязаны. Многие птицы потребляют насекомых в большом количестве. Обнаружение этого факта привело к предварительным исследованиям, которые касались либо возможностей при-



Рис. 24. Синица *Parus atricapillus L.* нападает на лиственничную чехлоноску *Coleophora laricella* (Hübner). (С фотографии N. F. Sloan, Мичиганский технологический университет.)

менения птиц для подавления вредных насекомых (Sweetman, 1958), либо охраны и поощрения птиц в районах с высоким риском заражения насекомыми (Bruns, 1955, 1957).

Ранние американские исследования состояли главным образом в анализе содержимого желудков птиц, но полученные данные слабо поддерживали мнение о возможности подавления вредителей с помощью птиц. В этих работах всегда изучались птицы в период размножения и их птенцы. В дальнейшем исследования проводили в естественных полевых условиях и к оценке общей роли птиц как агентов регуляции численности насекомых стали подходить более широко. Можно упомянуть работы по выеданию дятлами короедов (Knight, 1958; Massey, Wygant, 1954); по потреблению гусениц листовертки-почкоеда еловой пеночками-трещотками и членами сем. Paridae (George, Mitchell, 1948; Stewart, Aldrich, 1951; Dowden et al., 1953); по потреблению лиственничной чехлоноски и соснового пилильщика *Diprion similis* местными и перелетными птицами (рис. 24 и 25) (Sloan, Coppel, 1968; Coppel, Sloan, 1971); по экологии дятла в садах



Рис. 25. Коконы соснового пилильщика *Diprion similis* (Hartig) с отверстиями, проделанными насекомоядными птицами, удаляющими содержимое коконов.

(MacLellan, 1971); по потреблению юго-западной кукурузной огневки золотистым американским дятлом (Black et al., 1971; Floyd et al., 1971); по уничтожению чехлоноски ореха пекана американской хохлатой синицей (Whitcomb, 1971) и другие. Роль птиц и общую природу хищничества позвоночных в отношении вредных насекомых леса подробно обсудил Бакнер (Buckner, 1966, 1967), который сделал упор на численной и функциональной реакции на лиственничного пилильщика. Морзе (Morse, 1971) рассмотрел энтомофагию у птиц как приспособительную стратегию, особенно в отношении сбора пищи и его последствий во времени и в пространстве.

Большая роль птиц как хищников насекомых, особенно в чистых, находящихся под интенсивным наблюдением лесоводов лесах Европы и СССР, дала толчок к их изучению, поощрению и защите (Bruns, 1959). В Германии было предпринято много усилий для точного определения пищевых рационов, предпочитаемых разными видами птиц. В результате были разработаны: 1) различные типы искусственных гнездовых материалов, насестов и ящиков для привлечения и удержания птиц; 2) искусственные птенцы (модели), в которых насекомые, принесенные родителями, сохраняются для определения; 3) методы надева-

ния шейных колец оперившимся птенцам с целью сохранения поглощенных насекомых в интактном виде и 4) методики исследования погадок для определения остатков насекомых (Franz, 1954; Bruns, 1955, 1957). Изучались также различные лесные насекомые — жертвы птиц, в том числе чешуекрылые и перепончатокрылые *Tortrix, Dasychira, Bupalus, Panolis, Diprion* и *Lygaeonematus* (Bruns, 1957). В Англии Гибб (Gibb, 1960) изучал зимующие популяции некоторых птиц и рассмотрел их общие взаимоотношения с насекомыми. По его оценке птицы выедают более 50% популяции многих видов насекомых. Птицы способны давать как функциональную, так и численную реакцию. В подобных же работах, проведенных в СССР (Хватова, 1960; Познанин, 1960 и др.), изучалось питание нескольких видов птиц вредными насекомыми. Для наблюдения за пищевым поведением птиц использовались переносные укрытия, а также шейные кольца. Дементьев (1959) попытался улучшить условия гнездования птиц. В Голландии Тинберген (Tinbergen, 1969) определял не долю популяции жертвы, поедаемую птицами, а частоту встречаемости различных видов жертв в рационе птиц. Он разработал концепцию «специфического образа искомого», который определил как впечатление, остающееся у птицы после нескольких случайных встреч с данным видом насекомого. Между моментом, когда птица впервые сталкивается с каким-то видом насекомых, и временем, когда она начинает его узнавать и интенсивно разыскивать, всегда бывает некоторый латентный период. Тинберген показал, что при особенно высокой и особенно низкой численности популяций насекомых птицы потребляют меньше насекомых, чем можно было бы ожидать, а при средней численности популяций потребление выше ожидаемого.

Несмотря на все перечисленные выше сравнительно недавние исследования, существует мало рекомендаций о перевозке птиц на большие расстояния в целях биологического подавления вредных насекомых. В Европе по сравнению с Северной Америкой очень велик комплекс видов Paridae, и это наталкивает на мысль перевезти в Америку несколько видов. Основные рекомендации орнитологов касаются использования дуплянок и улучшения местообитаний птиц.

3.5.3.1. Изменения среды с целью увеличения популяций птиц

Уже многие годы успешно проводятся различные мероприятия с целью защиты и привлечения птиц в те районы, где они обычно не встречаются и не размножаются. Так, в Германии много лет интенсивно применялись дуплянки для видов, гнездящихся в дуплах. Брунс (Bruns, 1959) сделал вывод, что усилия,

затраченные на увеличение плотности популяций птиц, не пропали даром. Он показал, что с помощью дуплянок можно увеличить плотность местной популяции птиц вплоть до насыщения ими данной местности. Эта работа была предпринята в районе, где не было заметной вспышки численности насекомых. Он оценивал роль птиц, подсчитывая пойманных ими насекомых и сравнивая их число с количеством насекомых, в норме погибающих от других естественных причин. Сопоставляя районы, зараженные сосновой пяденицей и имеющие или не имеющие дуплянки, он показал, что в первых в пересчете на одно дерево находится 50 гусениц пяденицы, а во вторых — 5000. Брунс (Bruns, 1955) четко показал, что количество мест для гнездования — более критический фактор, чем количество пищи. Франц (Franz, 1961b) ссылается на опыты, показавшие, что вспышки вредных насекомых на участках, где искусственно увеличили количество насекомоядных птиц, либо не состоялись, либо были менее интенсивными, чем на соседних контрольных участках, где искусственного расселения птиц не проводили.

В Канаде и северных штатах США развешивание дуплянок или другие изменения местообитаний проводят редко. Это, разумеется, объясняется тем, что в большинстве здешних лесных районов нет недостатка в местах для гнездования насекомоядных птиц. В исследованиях, проведенных в Калифорнии (Dahlsten, Herman, 1965), дуплянки использовались для привлечения и удержания в этом районе насекомоядных птиц. Наиболее обычным видом здесь была горная синица *Parus gambeli* Ridgeway, а ее основной жертвой среди насекомых — выемчатокрылые сосновые моли рода *Recurvaria*. Опытные делянки для сравнения были заложены в районах, сильно зараженных молью и в практически не зараженных. На всех участках дуплянки размещались на одинаковых расстояниях друг от друга. Подробно изучалось только пищевое поведение синиц. Подсчеты показали, что в зараженном районе было гораздо больше гнездящихся пар, чем в незараженном. После сезона размножения общая численность синиц на зараженном участке оставалась высокой. Были отмечены и функциональная и численная реакции, и зимой 1961/62 г. популяция выемчатокрылой моли сократилась на 30%.

В середине 1950-х гг. в СССР также проводились работы по выяснению роли мелких птиц в подавлении вредных насекомых. Исследователи пытались разработать методы привлечения полезных насекомоядных птиц, особенно в новые лесопосадки, но ни с гнездящимися открыто, ни с гнездящимися в дуплах птицами больших успехов достичь не удалось. Вместе с тем были разработаны методы внутриареальных переселений насекомоядных птиц; особенно эффективной оказалась перевозка подрос-

ших птенцов вместе с их родителями. Советские ученые достигли некоторых успехов и в переселении взрослых птиц. Делались также попытки добиться постоянного поселения перелетных птиц в новых для них районах (Дементьев, 1959; Хватова, 1960; Познанин, 1956).

Интересный, но мало известный аспект биологического подавления вредных насекомых — применение домашней птицы. В экспериментах с ними вредителями-мишенями были эндофильные, т. е. полностью зависимые от человека в отношении микроклимата и пищи виды мух (Legner et al., 1974). Родригес и Риль (Rodriguez, Riehl, 1962) в Калифорнии показали возможности петушков как хищников личинок и куколок комнатной мухи, живущих в помете кур и кроликов, которых содержат в клетках с дном из проволочной сетки. Через сетку на землю падает помет, и это прекрасная среда для развития мух, например *Musca domestica* L. Полное подавление мух в куринном помете достигалось при соотношении один петушок под клетками на 20—100 кур в клетках. Петушки развивались удовлетворительно и содержались под клетками до возраста 12—16 нед. Для успешного подавления мух под клетками кроликов соотношение должно быть один петушок на пять кроликов.

3.5.3.2. *Успешная интродукция индийской майны Acridotheres tristis* L.

Применение индийской майны *A. tristis* — классический пример успешного биологического подавления вредных насекомых. Кроме того, это был первый случай международной перевозки полезного хищника. Птицу ввезли из Индии на остров Маврикий в 1762 г. для подавления красной саранчи *N. septemfasciata* Serville, и результаты были очень хорошими (Moutia, Mamet, 1946). Нашествие саранчи кончилось в 1770 г., ровно через 8 лет после интродукции майны. В наше время (1933 г., 1962—1964 гг.) было отмечено несколько небольших нашествий саранчи, и снова с помощью майны они были подавлены. Согласно Грейтхеду (Greathead, 1971), *A. tristis* остается эффективным и мощным хищником саранчи, пока популяция птицы не упадет ниже определенного уровня (уничтожение циклонами, недостаточная защита со стороны человека). Майна с успехом была перевезена из Индии на Гавайи, но перевозка нескольких птиц из акклиматизировавшейся гавайской популяции на Филиппины не привела к успеху (Rao et al., 1971).



Рис. 26. Оленья мышь *Peromyscus maniculatus* (Wagner), извлекающая личинок пилильщика из коконов и пожирающая их.

3.5.4. Млекопитающие (Mammalia)

Хищники, относящиеся к млекопитающим, гомойотермны, т. е. их организм функционирует практически при постоянной температуре тела. Для поддержания температуры тела и для выполнения других необходимых функций (питание, передвижение, общение, размножение и т. д.), им требуются огромные количества энергии (Buckner, 1967). С этим связаны высокие возможности этих хищников в потреблении жертв. Нас в основном интересуют те хищные млекопитающие, в рационе которых большое место занимают насекомые.

Рукокрылые (Chiroptera) считаются важными полезными хищниками сумеречных и ночных летающих насекомых. В Древней Греции и Древнем Риме считалось, что, если пойманных летучих мышей привязать к высоким деревьям, саранча обойдет это место (Smith, Secoy, 1975). Европейские биологи недавно разработали меры по использованию рукокрылых в борьбе с вредными насекомыми. Они советуют создавать им укрытия и места для ночлега. Предлагался даже ввоз рукокрылых из других стран (Buckner, 1966). Но ни одна из рекомендаций не была проведена в жизнь в сколько-нибудь заметных масштабах.

Как хорошо известно, в рационы кротов и землероек (Insectivora) и некоторых мышей (Rodentia) включено большое количество насекомых. Наши исследования завезенного в США соснового пилильщика показали, что среди наиболее важных хищни-

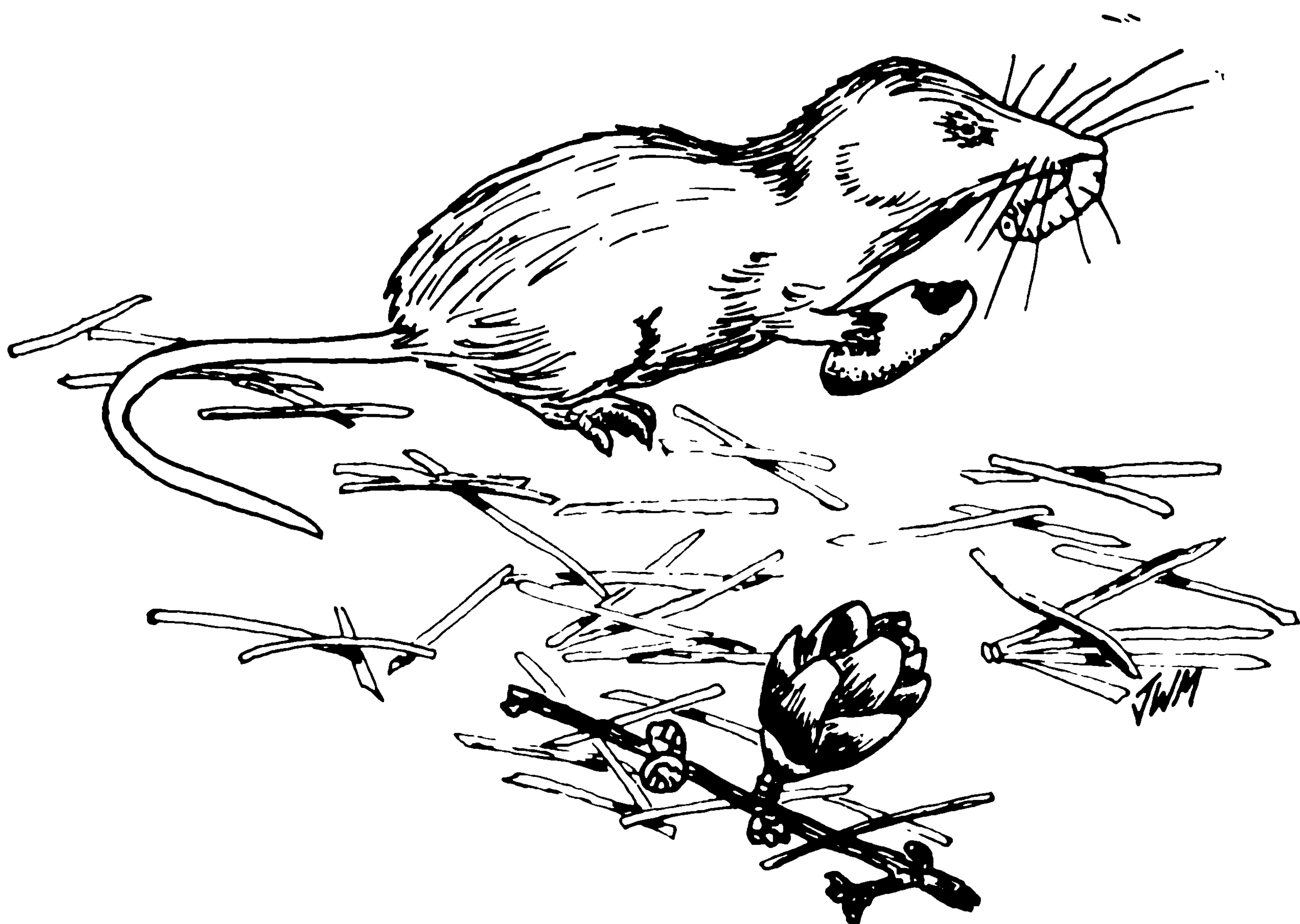


Рис. 27 Бурозубка *Sorex cinereus* Kerr, прожорливый хищник пилильщика *Pristiphora erichsonii* (Hartig) на Ньюфаундленде.

ков, поедающих его коконы, были оленьи мыши *Peromyscus* spp. Поскольку они способны лазать по деревьям, они поедают личинок не только в коконах, лежащих на земле, но и в коконах, сплетенных на хвое и ветках (рис. 26). Кроты и землеройки не могут залезать на деревья, и потому их рацион ограничен наземными насекомыми. И все же единственный пример уникального и удачного применения специфического хищника из млекопитающих в биологическом подавлении вредных насекомых, который мы можем привести,— это переселение средней бурозубки (землеройки) на остров Ньюфаундленд в Канаде.

Средняя бурозубка *Sorex cinerus* Kerr (рис. 27) обычна для материковых лесных районов Канады. Это прожорливый хищник, ежесуточно потребляющий количество пищи весом больше веса собственного тела; он активен днем и ночью. Бурозубка — возбудимый зверек с высокой частотой дыхания, у него отмечена частота пульса более 1200 ударов в минуту. Сезон размножения длится, видимо, с марта по октябрь, в одном выводке 2—10 зверьков. Некоторые самки достигают половой зрелости в возрасте 4—5 мес и дают в год более одного выводка.

Бурозубка — эффективный хищник лиственничного пилильщика *P. erichsonii*, важного вредителя, уничтожающего хвою лиственниц (видов *Larix*) по всей Канаде, в том числе в остров-

ной провинции Ньюфаундленд. На Ньюфаундленде пилильщик не подвергался в значительной мере сильному выеданию мелкими млекопитающими, что характерно для материка. Комплекс мелких млекопитающих на острове был очень ограниченным — было отмечено только три вида, и ни один из них не являлся эффективным хищником пилильщика. Бурозубок здесь не было (Buckner, 1966). Предложение интродуцировать среднюю бурозубку на Ньюфаундленд было выдвинуто еще в 1942 г. (Warren, 1971). И наконец, в 1956 г. после серьезных вспышек численности лиственничного пилильщика в 1954 и 1955 гг. были приняты некоторые меры. Первые две попытки переселения были сделаны в 1956 и 1957 гг. с животными из популяций, обитающих в провинциях Нью-Брунсвик и Манитоба. Они были безуспешными. Но в 1958 г. 22 особи (10 самцов и 12 самок) средней бурозубки были перевезены из провинции Нью-Брунсвик на запад Ньюфаундленда и выпущены. Контроль с помощью ловушек, проведенный в 1959 г., подтвердил акклиматизацию: в районе выпуска были пойманы 11 из завезенных бурозубок и 119 особей потомства. Затем отсюда бурозубок перевезли в центральную часть острова, где была зарегистрирована вспышка лиственничного пилильщика. Через 5 лет бурозубки расселились примерно на 48 км от каждой точки выпуска (Warren, 1971). Впрочем, Бакнер (Buckner, 1966) определил скорость расселения на Ньюфаундленде в 11—19 км/год. К 1968 г. почти две трети острова были заняты бурозубками (Turnock, Muldrew, 1971). Выедание бурозубкой лиственничного пилильщика оценивали методом размещения контрольных партий коконов. Было зарегистрировано уничтожение до 39% коконов. Это гораздо меньше, чем 89% выедания в таких же опытах, поставленных в Манитобе (Buckner, 1958). Бакнер (Buckner, 1966) подробно рассмотрел результаты вселения бурозубок на Ньюфаундленд и предположил, что вред, наносимый лиственничным пилильщиком лесу, не так велик, как сообщалось ранее. Уоррен (Warren, 1971) считает, что средняя бурозубка играет большую роль в сокращении популяций коконов лиственничного пилильщика, к тому же она стала важным хищником других насекомых — вредителей леса, особенно других пилильщиков. Например, в одном из изучавшихся районов за два года до проникновения туда бурозубки возникла вспышка аляскинского пилильщика *Pikonema alaskensis* (Rohwer). После расселения бурозубки пилильщик перестал быть проблемой. Уоррен (Warren, 1971) считает, что бурозубка явилась ценным приобретением для лесов Ньюфаундленда и ее роль как хищника, истребляющего вредных насекомых, не утратится и в будущем.

3.6. Патогенные микроорганизмы

Патология насекомых — это дисциплина, охватывающая все аспекты болезней насекомых, которые выражаются в любых отклонениях от нормы физиологических процессов или состояния насекомого. Поэтому патологи насекомых занимаются изучением болезнетворных микроорганизмов у вредных и полезных насекомых независимо от того, распространяются ли эти патогенные микроорганизмы естественным путем или с помощью человека. Кроме того, патология насекомых включает неинфекционные болезни (физические и химические поражения, пищевые и генетические нарушения), которых мы здесь касаться не будем. Ранее мы уже кратко рассмотрели основные события, приведшие к использованию патогенных микроорганизмов для подавления вредных насекомых (разд. 2.1), а более подробные сведения можно найти в литературе (Steinhaus, 1946, 1949, 1956, 1963, 1964, 1975; Sweetman, 1958; Franz, 1961a; Krieg, 1961; Lipa, 1975 и др.).

Микроорганизмы, патогенные для насекомых, относятся к тем же типам, что и патогенные для позвоночных, но большинство патогенов насекомых безвредно для позвоночных, и наоборот. В качестве агентов подавления вредных насекомых сейчас изучаются бактерии, вирусы, простейшие, грибы и риккетсии. Они широко распространены в природе, и часто отмечаются естественные эпизоотии — в тех случаях, когда комбинация внешних и внутренних факторов создает благоприятные условия для перехода энзоотии в эпизоотию. Большой интерес вызывают прикладные аспекты патологии насекомых, особенно подавление хозяйственно важных вредных насекомых. В связи с этим микроорганизмы можно рассматривать под тем же углом зрения, что и паразитоидов и хищников, с учетом некоторых особенностей, теоретически уже разработанных для использования химических пестицидов (Hall, 1964). Кроме уже упомянутых, существуют многочисленные новые обзоры успехов в изучении патогенных микроорганизмов и их возможностей в биологическом подавлении вредных насекомых (Franz, 1964a; Heimpel, 1965; Smith, 1967; Anonymous, 1968a; Maramorosch, 1968; Weiser, 1969, 1970; Burges, Hussey, 1971; Franz, Krieg, 1972; Stairs, 1972; Gibbs, 1973; Cantwell, 1974).

Хеймпел (Heimpel, 1965) так излагает требования к надежному и полезному энтомопатогенному микроорганизму: «1. Микроорганизм должен быть высоковирулентным для насекомого-мишени и не должен проявлять большую изменчивость в этом отношении. 2. Он должен быть безопасным для всех других живых организмов, в том числе полезных насекомых, растений и позвоночных; он не должен поражать паразитов и хищников, нападающих на вид-мишень. 3. Он должен быть экономичным при выра-

шивании, должен выдерживать длительное хранение, не теряя жизнеспособности или вирулентности, чтобы можно было создавать большие запасы. 4. Наконец, он должен действовать быстро, чтобы насекомое до прекращения питания или гибели не успевало нанести серьезного ущерба». Конечно, это жесткие требования, но они накладывают необходимые ограничения, предупреждая поспешные и необратимые действия. Изданные во многих странах правительственные постановления, касающиеся энтомопатогенных микроорганизмов, в основном направлены на обеспечение безопасности людей, других позвоночных, безвредных беспозвоночных и окружающей среды (Heimpel, 1971).

3.6.1. Бактерии (Schizomycetes: Eubacteriales)

Сначала внимание исследователей было привлечено к бактериальным болезням полезных насекомых. Это было связано с тем, что в конце XIX в. важные отрасли сельского хозяйства — шелководство и пчеловодство — столкнулись с трудностями выращивания здоровых шелковичных червей и пчел. Исследования этих болезней позволили выяснить причины гибели насекомых и особенности инфекционного процесса. Была накоплена также информация, которая позже использовалась как фундамент при изучении бактериальных болезней вредных насекомых (Steinhaus, 1963, 1964). Фауст (Faust, 1974) перечисляет в хронологическом порядке основные достижения в исследовании и применении бактериальных болезней насекомых. Это работа Д'Эрелля по использованию *Coccobacillus acridiorum* d'Herelle для подавления саранчи (1911—1914), описание Берлинером *B. thuringiensis* (1915), открытие и описание молочной болезни японского жука (1920—1945), выращивание *B. thuringiensis* var. *thuringiensis* Berliner для широких испытаний в США (1958) и другие. Сейчас существует множество рефератов и обзоров по этим вопросам (разд. 3.6 и ссылки в работе Falcon, 1971), к которым мы и отсылаем заинтересованного читателя. За последние 20 лет появилось свыше тысячи работ по одной только *B. thuringiensis* (Angus, 1974).

3.6.1.1. Систематика

Обнаружены сотни видов бактерий, ассоциированных с насекомыми (Steinhaus, 1946; Angus, 1974), но основной интерес для использования в подавлении вредителей представляют члены отряда Eubacteriales, особенно сем. Enterobacteriaceae, Micrococcaceae и Bacillaceae, а также некоторые роды в отряде Pseudomonadales. Наиболее полное современное руководство по классификации и определению бактерий — это 7-е и 8-е издания «Ber-

gey's Manual of Determinative Bacteriology» (Breed et al., 1957; Buchanan, Gibbons, 1974). Краткий обзор ассоциаций с насекомыми представителей Enterobacteriaceae, Micrococcaceae и Pseudomonadales дают Сент-Джулиэн и др. (St. Julian, 1973) и Ангус (Angus, 1974), хотя последний не считает, что эти неспорообразующие формы могут быть перспективными для использования против вредных насекомых. Как правило, они очень чувствительны к высыханию и солнечному свету, их вирулентность сильно варьирует, и очень часто они патогенны для позвоночных. В сем. Bacillaceae, напротив, входят наиболее перспективные патогенные бактерии, а некоторые виды рода *Bacillus*, среди которых есть спорообразующие аэробы, в настоящее время производятся в промышленных масштабах для использования при подавлении вредителей.

Бухер (Bucher, 1960) делит энтомопатогенные бактерии на четыре группы, но в принципе их можно свести к трем: облигатные, факультативные и потенциальные патогены. Облигатные патогены всегда связаны с определенным заболеванием насекомых, в природе они часто приурочены лишь к узкому кругу хозяев. Факультативные патогены способны повреждать или заражать чувствительные к ним ткани, но они не относятся к настоящим облигатным патогенам. Перед тем как проникнуть в гемоцель, они размножаются в кишечнике насекомого. Их можно выращивать на искусственных средах. Потенциальные патогены в норме не размножаются в кишечнике, но могут обосноваться в гемоцеле после инъекции или проникнув туда каким-то другим образом. Они растут на искусственных средах и не обладают специфичностью к каким-либо отдельным видам насекомых. Фалкон (Falcon, 1971) делит важные бактериальные патогены насекомых на спорообразующие и неспорообразующие формы. К первым относятся все облигатные патогены и многие из факультативных (кристаллоносные и некристаллоносные), а ко вторым — только один полностью факультативный вид и все потенциальные патогены.

B. thuringiensis (*B. t.*) — спорообразующая грамположительная бактерия — ценное оружие в арсенале микробных патогенов. Впервые она была выделена Берлинером в 1915 г. из больных гусениц мельничной огневки *A. kuehniella* (Zeller), но природа ромбовидного параспорального кристалла была выяснена только в 1953 г. (Hannay, 1953). К 1958 г. Хеймпел и Ангус (Heimpel, Angus, 1958) выявили целую группу бактерий, обладающих способностью образовывать во время споруляции кристаллическое белковое параспоральное тело. Шесть штаммов бактерий они разделили на три вида (типовой вид — *B. thuringiensis* var. *thuringiensis*). Штаммы *B. t.* (Heimpel, 1967a) так явно родственны группе *Bacillus cereus* Frankland et Frankland, что Туманов и Ле-

Корроллер (Toumanoff, LeCorroller, 1959) предлагают считать их кристаллообразующими разновидностями *B. cereus*. Лысенко (Lysenko, 1963, 1964) тоже сообщает о сходстве между двумя группами. Хеймпел (Heimpel, 1967b), однако, возражает ему; он считает, что кристаллоносные бактерии, патогенные для насекомых и образующие характерное параспоральное тело, не следует объединять с некристаллоносными *B. cereus*. Таксономические представления Хеймпела поддерживают де Баржак и Бонфуа (de Barjac, Bonnefoi, 1962) и Норис и Берджес (Norris, Burges, 1965).

Ввиду важности спорообразующих бактерий в микробном подавлении вредных насекомых в следующих разделах мы займемся только этими бактериями.

3.6.1.2. Биология

Все спорообразующие бактерии производят эндоспоры. Эти споры способны долгое время сохранять жизнеспособность, находясь в теле мертвого хозяина или вне его в окружающей среде. После того как эндоспоры (например, споры *Bacillus popilliae* Dutky) поглощены хозяином, они прорастают в кишечнике и дают вегетативные бактериальные клетки. Проникая в гемоцель, они вызывают септицемию, гемоцель быстро наполняется бактериями, а некоторые ткани разрушаются. Незадолго до гибели хозяина снова образуются толстостенные, сильно преломляющие свет эндоспоры, которые распространяются в среде после распада трупа хозяина.

Для некоторых спорообразователей характерно наличие белковых кристаллов (например, *B. thuringiensis*). После поглощения бактерий насекомым, особенно чувствительной к ним гусеницей чешуекрылого, кристалл растворяется в средней кишке, что вызывает немедленный паралич кишечника. Токсичные кристаллы либо обусловливают гибель восприимчивого хозяина, либо ослабляют его до такой степени, что бактериальные клетки из проглоченных вместе с кристаллом спор легко проникают в гемоцель и вызывают септицемию, нередко приводящую к смерти (Falcon, 1971; разд. 3.6.1.5).

3.6.1.3. Токсичные продукты B. thuringiensis

Поскольку *B. thuringiensis (B. t.)* занимает особо важное место в развивающейся сейчас прикладной патологии насекомых, мы решили рассмотреть несколько подробнее, как эта бактерия проникает в восприимчивых хозяев и убивает их. Вирулентность *B. t.* объясняется наличием четырех токсичных компонентов, обнаруживаемых в бактериальной клетке или в культураль-

ной среде. Первое токсичное вещество, фосфолипаза С, было открыто Тумановым (Toumanoff, 1953), который сообщил, что этот растворимый фермент участвует в проникновении бактерии в хозяина и в его уничтожении. Хеймпел (Heimpel, 1955) и Кушнер и Хеймпел (Kushner, Heimpel, 1957) подтвердили предположение Туманова, и Хеймпел (Heimpel, 1955) сообщил, что LD_{50} этого фермента для личинок 5-го возраста лиственничного пилильщика составляет около 3 мкг Фосфолипазу С (она же лецитиназа С) сейчас обычно называют *B. t.*-α-экзотоксином в соответствии с правилом называть токсины по порядку их открытия (Heimpel, 1967b).

Второй токсин, называемый соответственно *B. t.*-β-экзотоксином, известен также как термостабильный токсин, активный при введении per os, «главный» экзотоксин, мушиный фактор, мушиный токсин, термостабильный экзотоксин, или термостабильный токсин (Heimpel, Agnus, 1963; Burgerjon, 1965; Faust, 1974). Его обнаружили Холл и Аркава (Hall, Arkawa, 1959), скармливая культуры *B. t.* личинкам комнатной мухи, и Лайлс и Данн (Liles, Dunn, 1959), испытывавшие *B. t.* против *Aëdes aegypti* (L.). *B. t.*-β-экзотоксин был выделен из ростовой среды бактерий; в его состав входят аденин, рибоза и фосфор в соотношении 1 1 1 (de Barjac, Dedonder, 1965). Согласно структурной формуле этого токсина, предложенной Шебестой и др. (Šebesta et al., 1969a, b) и Фаркасом и др. (Farkas et al., 1969), его молекула состоит из нуклеотида, сложно связанного через рибозу и глюкозу с аллослизевой кислотой. Токсин содержится в ростовой среде *B. t.* и выдерживает автоклавирование при 121°C в течение 15 мин. *B. t.*-β-экзотоксин, по-видимому, ингибирует нуклеотидазы и ДНК-зависимые РНК-полимеразы, связанные с АТФ, из-за чего прекращается синтез РНК (Šebesta, Horska, 1968), Хеймпел (Heimpel, 1967b) дает сводку чувствительности 21 вида насекомых к *B. t.*-β-экзотоксину.

Третий токсин, *B. t.*-γ-экзотоксин, мало изучен. Это пока не идентифицированный фермент (или группа ферментов), который просветляет агар, содержащий желток. Еще не доказано, что он действительно токсичен, а строение его молекулы остается неизвестным (Faust, 1974).

Четвертый токсин, *B. t.*-δ-эндотоксин, содержится в кристаллическом параспоральном теле. Он термолабилен и растворяется в щелочной среде (Angus, 1956; Faust et al., 1967; Spencer, 1968). Кристаллический белок синтезируется из аминокислот, высвобождающихся при распаде вегетативной клетки в ходе споруляции (Monro, 1961). Структурная целостность кристалла обусловливается, видимо, связями белка с кремнием (Faust, Estes, 1966); его физическую природу подробно изучил Норрис (Norris, 1971). *B. t.*-δ-эндотоксин действует в кишечнике чешуекры-

лых, для которого характерен высокий pH — в щелочной среде токсичные компоненты кристалла высвобождаются (Cooksey, 1971). Зараженные личинки прекращают питаться из-за паралича кишечника, наступающего через несколько минут после поглощения кристаллов. Через 50—55 мин после поглощения кристалла могут возникнуть разрывы в кишечном эпителии (Heimpel, Angus, 1959), причем эпителиальные клетки отшелушиваются в просвет кишечника, базальная мембрана обнажается и становится доступной для нападения вегетативных бактериальных клеток (Sutter, Raun, 1967). Фауст (Faust, 1974) приводит список 53 восприимчивых к *B. t.*-δ-эндотоксину видов чешуекрылых.

Хеймпел и Ангус (Heimpel, Angus, 1963) делят чешуекрылых по их реакции на *B. t.* на три группы. У личинок I группы [например, *Manduca sexta* (L.)] после поглощения *B. t.*-δ-эндотоксина наступает паралич всего тела и увеличивается pH гемолимфы. Большинство Lepidoptera попадают в группу II — у них *B. t.*-δ-эндотоксин вызывает сначала только паралич кишки, а позже они прекращают питаться и умирают от септицемии. Для гибели насекомых III группы требуется наличие и токсинов, и спор (т. е. цельных препаратов *B. thuringiensis*). Паралич кишки у них не наступает. В эту группу входит, например, *A. kuehniella*. Мартуре (Martouret, 1961) предложил выделить IV группу насекомых — это чешуекрылые, нечувствительные к B. t.-δ-эндотоксину [например, *Mamestra brassicae* (L.)].

3.6.1.4. Массовое производство энтомопатогенных бактерий

Производство на продажу комбинированных препаратов *B. popilliae* и *B. lentimorbus* Dutky и отдельных препаратов *B. thuringiensis* — пример успешного развития методики получения бактерий in vivo и in vitro. Для производства спор бактерий молочной болезни *B. popilliae* и *B. lentimorbus* требуется живой естественный хозяин. В этой роли выступают только личинки японского жука *P. japonica* Newman, хотя болезнетворные организмы способны заражать и других личинок жуков-скарабеид. Использование только одного хозяина позволяет бактериям сохранять вирулентность к виду-мишени (Briggs, 1963). Подробности методики производства спор молочной болезни обсуждаются у Датки (Dutky, 1942, 1947, 1963) и Штейнкрауса (Steinkraus, 1957a, b). Условия для роста бактерий изучали Штейнкраус и Прововиденти (Steinkraus, Provvidenti, 1958).

Личинок японского жука заражают поодиночке через шприц точно отмеренной дозой спор молочной болезни в водной суспензии. Посевной материал спор от ранее зараженных личинок обычно сохраняется в виде высушенного мазка гемолимфы на

предметном стекле (Dutky, 1942). Зараженных личинок помещают по одной в камеры, наполненные почвой и семенами травы. Там, в условиях достаточной влажности, их содержат при температуре 30°С в течение 10—18 дней. За это время завершается размножение и споруляция бацилл. После инкубации личинок промывают в воде и помещают их в холодильник. Для извлечения спор зараженных личинок гомогенизируют и полученную массу размешивают в дистиллированной воде. К образовавшейся суспензии, проверив содержание в ней спор в камере для подсчета бактерий, добавляют сухой инертный наполнитель. 1 г стандартного продукта должен содержать 100 млн. жизнеспособных спор. В США полученный таким образом порошок фасуется и продается под названиями «Japidemic» и «Doom» самой старой в мире промышленной лабораторией патологии насекомых, Fairfax Biological Laboratory в Клинтон-Корнерс, штат Нью-Йорк. Попытки использовать для выращивания бактерий искусственные среды пока были безуспешными — споруляция в них идет слабо (Rhodes, 1965; Rhodes et al., 1966; St. Julian et al., 1973). Процесс споруляции in vivo детально изучался с целью помочь его воспроизведению in vitro (Black, Arredondo, 1966; Black, 1968). Штейнкраус и Таширо (Steinkraus, Tashiro, 1955) смогли получить некоторое количество спор на искусственных средах, перенося вегетативные клетки на обедненную среду или повышая температуру ростовой среды до 45°С. Однако, когда проверили вирулентность этих спор, введя их per os личинкам жука, оказалось что она на 80% утрачена.

В отличие от *B. popilliae* и *B. lentimorbus B. thuringiensis* хорошо растет in vitro. Ее различные имеющиеся в продаже препараты (например, Biotrol, Thuricide, Dipel) зарегистрированы Министерством сельского хозяйства США; на них не распространяются правила, требующие от средств защиты растений быстрого распада во внешней среде (Heimpel, 1971). Благодаря способности бактерий расти на искусственных средах нет необходимости в больших затратах на разведение насекомых-хозяев на искусственной или естественной пище или же на сбор их в поле. Кроме того, отпадают трудности, связанные с изменчивостью хозяев, из-за которой выход патогена может падать. Бриггс (Briggs, 1963) перечисляет шесть общих требований к промышленному массовому разведению *B. t.*

Первое требование — наличие подходящей искусственной среды, содержащей все питательные вещества, факторы роста и микроэлементы, нужные для поддержания максимального размножения патогена при минимальных расходах. Сейчас при массовом разведении применяются два процесса: ферментация на полутвердой среде на основе отрубей и глубинная ферментация (Dulmage, Rhodes, 1971). В результате первого процесса получают

либо смачивающийся порошок, либо дуст, содержащий споры, кристаллы и экзотоксины. С помощью глубинной ферментации получают суспензии, содержащие те же три действующих компонента. Второе требование — наличие инокулята для засева культуральной среды. При глубинном методе для заражения среды в больших ферментерах емкостью до 200 000 л применяют чистые культуры клеток *B. t.* в активной логарифмической фазе роста. Объем инокулята должен составлять 1—2% общего объема среды в ферментере. Третье требование — инкубация и рост *B. t.* должны проходить в идеально стерильных условиях, чтобы уменьшить конкуренцию со стороны загрязняющих видов микроорганизмов. Для обеспечения успешного производства необходим строгий контроль за состоянием искусственной среды. *B. t.*— спорообразующий аэроб, поэтому при использовании обоих методов требуется дополнительная аэрация. В случае глубинной ферментации в жидкой среде необходимо еще и механическое перемешивание. Оптимальная температура для роста 30°С, pH должен быть нейтральным. Полное развитие бактерий достигается через 28—48 ч после инокуляции (Briggs, 1963; Dulmage, Rhodes, 1971).

Четвертое требование — выделение токсинов и спор. В жидкой среде их выделяют с помощью центрифугирования. После центрифугирования концентрированный осадок разбавляют стабилизирующими веществами и полученный жидкий препарат расфасовывают. Растворимые экзотоксины можно отдельно осадить из культуральной жидкости и извлечь вместе с отцентрифугированными спорами и кристаллами (Dulmage, Rhodes, 1971). При использовании полутвердой среды влажная масса отрубей, содержащая споры, кристаллы и экзотоксины, подсушивается на воздухе, затем размалывается или измельчается протиранием через сита (80 меш) и, наконец, расфасовывается (Dulmage, Rhodes, 1971).

Следующее, пятое требование — необходимость стандартизации конечного продукта путем оценки его эффективности. Бонфуа и сотр. (Bonnefoi et al. 1958) и Бюржержон (Burgerjon, 1959) уже давно настаивали на необходимости стандартизации *B. t.* методами биопробы, но только в 1966 г. был принят первый международный эталон-стандарт для биопроб — штамм *B. t.* E-61. Стандартной культуре E-61, хранящейся в Институте Пастера в Париже, была приписана условная эффективность в 1000 международных единиц (МЕ) на 1 мг (Burges, Thompson, 1971; Dulmage, Rhodes, 1971). До 1966 г. для стандартизации поступающих в продажу препаратов применялся подсчет спор, но это неточный метод, так как он дает лишь непрямую оценку эффективности продукта, которая часто больше зависит не от числа спор, а от присутствия токсинов (Heimpel, 1976b). Через пять

лет после принятия стандарта Е-61 в США был установлен вторичный стандарт, эффективность которого была определена по отношению к первичному стандарту Е-61. Американский стандарт основан на *B. thuringiensis* var *kurstaki*, его обозначают HD-1-S-1971 (Dulmage, 1973). Штамму HD-1-S-1971 была приписана эффективность 18 000 МЕ/мг, а в качестве стандартного хозяина для биопроб была избрана совка ни *Trichoplusia ni* (Hübner). Метод биопробы состоит в сравнении испытуемого и стандартного (контрольного) препаратов *B. t.*, которые подмешивают в искусственные рационы и скармливают тест-насекомым (Splittstoesser, McEwen, 1961). Количество испытуемого препарата, вызывающее у тест-насекомых за определенное время 50%-ную смертность, делят на количество стандартного препарата, дающего за то же время такую же смертность, и получают так называемое «соотношение силы» (Mechalas, Anderson, 1964; Mechalas, Dunn, 1964). Если это соотношение для испытуемого и стандартного препарата равно 1 1, то их эффективности одинаковы.

Последнее требование к массовому производству касается разнообразия имеющихся в продаже препаратов. *B. t.* фасуется в виде смачивающихся порошков, дустов, гранул и жидких концентратов. В мире производится не менее 8 поступающих в продажу препаратов: 3 в США, 2 в СССР, по одному во Франции, Югославии и Чехословакии (Grison, 1971). Эти препараты совместимы со многими химическими инсектицидами, приманками, жидкими добавками, поверхностно-активными веществами, фунгицидами, паразитоидами, хищниками, программами стерилизации, хемостерилянтами, феромонами, а также с другими микробными патогенами (Oatman et al., 1970; Faust, 1974). Комбинирование *B. t.* с любым из указанных веществ, организмов или мероприятий может дать полезный синергический эффект. *B. t.* имеет преимущества по сравнению с синтетическими химическими инсектицидами, так как она действует избирательно, но она не способна защитить сельскохозяйственные культуры от всех их вредителей. Испытания показали, что *B. t.* не дает токсичных остатков, безопасна для позвоночных, полезных насекомых и растений (Bailey, 1971; Heimpel, 1971). Вред, наносимый ею окружающей среде, минимален; к тому же до сих пор не отмечали устойчивости к ней у насекомых-мишеней (Burges, 1971).

3.6.1.5. Примеры подавления вредителей с помощью бактерий

Японский жук *B. japonica* жадно поедает примерно 300 видов растений и ежегодно в США причиняет ущерб примерно на 25 млн. долл. (Sharpe, 1966). Впервые жук был обнаружен в 1916 г. в Нью-Джерси, а к 1962 г. он захватил 260 000 км^2 на



Рис. 28. *Bacillus popilliae* Dutky — бактерия, вызывающая молочную болезнь японского жука *Popillia japonica* Newman. На снимке, сделанном в фазово-контрастном микроскопе, у каждого бактериального спорангия видна крупная спора и более мелкое параспоральное тело. (С любезного разрешения Лаборатории японского жука МСХ США.)

востоке США. Родина *P. japonica* — крупные острова Японского архипелага; там он считается незначительным вредителем (Fleming, 1972). Но в континентальной части США отсутствие активных хищников и паразитоидов, постоянное наличие зеленого дерна для развития личинок и подходящие климатические условия способствовали беспрепятственному росту популяций жука. Для борьбы с *P japonica* ввозились и выпускались многочисленные полезные организмы, но результаты были очень незначительными (Fleming, 1968). Самыми успешными биотическими агентами подавления оказались два вида бактерий, вызывающих молочную болезнь личинок. Полагают, что именно благодаря этим бактериям популяции жука причиняют ныне не такой уж большой вред.

Молочная болезнь впервые была открыта в 1933 г. в центральной части Нью-Джерси и названа так по ненормально белой окраске зараженных ею личинок жука. Молочная окраска связана с присутствием в гемолимфе сильно преломляющих свет бактериальных спор (рис. 28 и 29) (Hawley, White, 1935; Hawley, 1952). Уайт и Датки (White, Dutky, 1940) показали, что 92% зараженных личинок проявляют симптомы молочной болезни.



Рис. 29. Личинки японского жука *Popillia japonica* Newman — здоровая *(слева)* и пораженная молочной болезнью *(справа)*. Обратите внимание на различный вид капелек гемолимфы, выступивших из обрезанной метаторакальной ноги у каждой из личинок. (С любезного разрешения Лаборатории японского жука МСХ США.)

Болезнь вызывается двумя видами бактерий. Вид А, ответственный за 88% случаев, был назван *B. popilliae* Dutky, а вид Б — *Bacillus lentimorbus* Dutky (Dutky, 1940). Происхождение возбудителей молочной болезни неизвестно, но предполагают, что они эндемичны для североамериканских личинок скарабеид. Ни та, ни другая бактерия не заражает дождевых червей, птиц, млекопитающих или растения (Hadley, 1948; Fleming, 1961; Dutky, 1963; Heimpel, 1971).

B. lentimorbus, не имеющая параспорального тела, и *B. popilliae*, обладающая им, в поле дополняют друг друга. Первый вид заражает в основном личинок первого и второго возрастов, а поскольку перед диапаузой личинки линяют по меньшей мере еще один раз, у личинок третьего возраста осенью наблюдается высокий процент заражения (Fleming, 1968). Второй вид заражает большой процент личинок третьего возраста весной. *B. popilliae* и паразитические тифии *Tiphia* могут действовать совместно, так как развивающиеся тифии не заражаются молочной болезнью от хозяев; правда, некоторые из тифий могут не завершить свой жизненный цикл (White, 1943). Для подавления популяций японского жука на травянистых угодьях препарат спор

равномерно наносят на дерн, а затем с дождевой водой или после полива споры внедряются в почву. Такой препарат обеспечивает постоянную инфекцию в местной популяции личинок жука. Споры молочной болезни использовались и против хруща *Amphimallon majalis* (Razoumowsky) (Faust, 1974).

Промышленные препараты бактерий группы *B. t.* существуют уже два десятилетия и испытаны против множества видов вредных насекомых. Предприняты успешные попытки подавления насекомых отрядов Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera и Hymenoptera. *B. t.*-δ-эндотоксин, видимо, эффективен только против личинок чешуекрылых, а *B. t.*-β-экзотоксин убивает личинок всех пяти отрядов. *B. t.*-α-экзотоксин особенно эффективен против личинок пилильщиков (Heimpel, 1967b). В общем бактерия *B. t.* эффективна против более 182 видов насекомых (Faust, 1974). Она обеспечивает экономически приемлемое подавление гусениц капустной белянки, капустной совки и многих других вредителей овощных культур.

Харпер (Harper, 1974) рассмотрел эффективность *B. t.* против вредителей леса, таких, как непарный шелкопряд, весенняя и осенняя пяденицы, коконопряды. Он делит вредителей леса по их реакции на *B. t.* на три группы: 1) быстро подавляемые, 2) восприимчивые, но подавляемые не сразу и 3) невосприимчивые. К первой группе относятся коконопряды, пяденицы, мешочницы. Как правило, в борьбе с ними удается добиться удовлетворительного подавления и защиты листвы. Ко второй группе относятся непарный шелкопряд и еловая листовертка-почкоед. Их удается подавить только при использовании большого количества бактериального препарата и если кроны деревьев равномерно опыляются с воздуха.

3.6.2. Вирусы (Microtatobiotes: Virales)

Вирусы — наиболее интересная и многообещающая из групп патогенных микроорганизмов. В настоящее время они подробно изучаются для того, чтобы выяснить возможности их использования в биологическом подавлении вредных насекомых. Смит (Smith, 1973) кратко рассматривает историю изучения вирусных заболеваний насекомых, начиная с середины XVI в. Первые микроскописты смогли визуально обнаружить вирусные полиэдры только в середине XIX в. В начале XX в. изучение болезней шелковичного червя и пчелы дало материал, приведший к концепции «фильтрующегося вируса» [1]. Когда в конце 1940-х гг.

[1] Еще в 90-х годах прошлого века Д. И. Ивановский доказал возможность передачи мозаичной болезни табака соком больных листьев, профильтрованным через бактериальный фильтр, и предположил, что болезнетворное начало — сверхмикроскопические частицы, способные размножаться. — *Прим. перев.*

появился электронный микроскоп, было показано, что вирусные частицы заключены в матрикс полиэдрических кристаллов, известных и ранее. С тех пор началось быстрое накопление знаний, продолжающееся и сейчас. Существуют прекрасные обзоры по всем аспектам вирусных болезней насекомых (Sweetman, 1958; Krieg, 1961; Steinhaus, 1963; Heimpel, 1965; Smith, 1967; Anonymous, 1968a; Maramorosch, 1968; Burges, Hussey, 1971; Gibbs, 1973; Cantwell, 1974 и др.).

Описано более 450 вирусов, выявленных из ~500 видов членистоногих (Ignoffo, 1974). Вирусы ассоциированы с представителями всех основных отрядов насекомых, но большинство их обнаружено у представителей Lepidoptera (83%), Hymenoptera (10%) и Diptera (4%). Это, видимо, объясняется тем, что перечисленные три отряда, включающие много важных вредителей, изучаются наиболее интенсивно.

3.6.2.1. Таксономия

Сейчас вирусы классифицируются и называются [по латинизированной биномиальной системе, причем все родовые названия оканчиваются словом «вирус» (virus)] на основании таких особенностей вириона (вирусной частицы), как форма, очертания, симметрия; тип, процентное содержание, число цепей и молекулярный вес нуклеиновой кислоты; места репликации вируса, его чувствительности к химическим препаратам, а также на основании серологии и вызываемых ими симптомов болезней. В результате применения этих критериев выделено шесть групп вирусов насекомых: вирусы ядерного полиэдроза, вирусы гранулеза, вирусы цитоплазменного полиэдроза, энтомопоксвирусы, вирусы радужности, вирусы денсонуклеоза и δ-вирусы *Drosophila*=CO_2 (Ignoffo, 1974).

Вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП) наиболее изучены и составляют 41% всех описанных вирусов членистоногих (Ignoffo, 1974). Они весьма перспективны для практического применения в подавлении вредителей. Эти вирусы развиваются в ядрах клеток хозяина, а их вирионы поодиночке или группами заключены в полиэдрические тельца-включения (рис. 30). Палочковидные вирионы содержат двухцепочечную ДНК и имеют длину 230—420 нм. Диаметр полиэдрических телец-включений колеблется от 0,2 до 15 мкм. ВЯП заражают все клетки насекомых независимо от их происхождения и вызывают гибель, разжижение тканей и разрывы покровов.

Вирусы гранулёза (ВГ) также весьма перспективны в качестве агентов, подавляющих вредных насекомых. Они развиваются в ядре или цитоплазме жировых, трахейных и эпидермальных клеток хозяина. Каждый вирион (редко — пару) окружает



Рис. 30. Электронная микрофотография телец-включений и вирионов вируса ядерного полиэдроза осеннего походного червя *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith); ×73 500. (С любезного разрешения R. R. Granados, Boyce-Thompson Inst. Plant Res. Inc.)

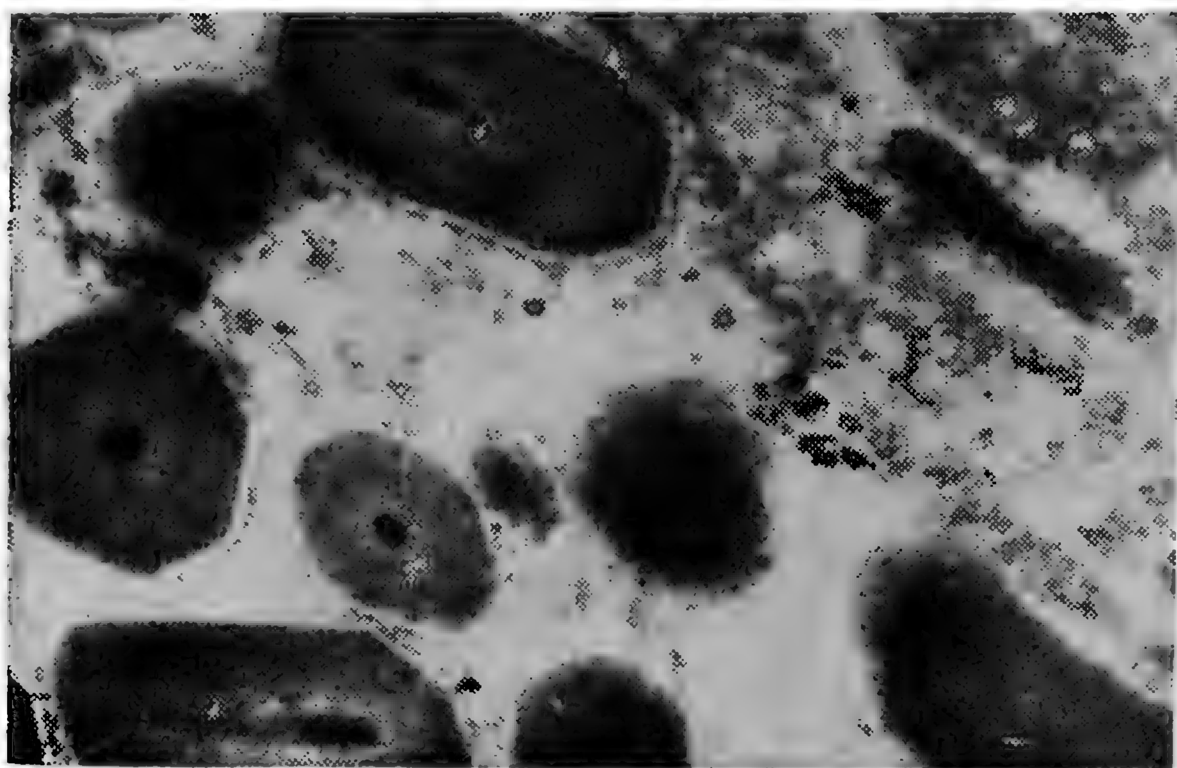


Рис. 31. Электронная микрофотография клетки гусеницы яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* (L.), зараженной вирусом гранулеза. Видны капсулы, в каждой из которых содержится один палочкообразный вирион; ×70 000. (С любезного разрешения G. R. Stairs. Университет штата Огайо.)

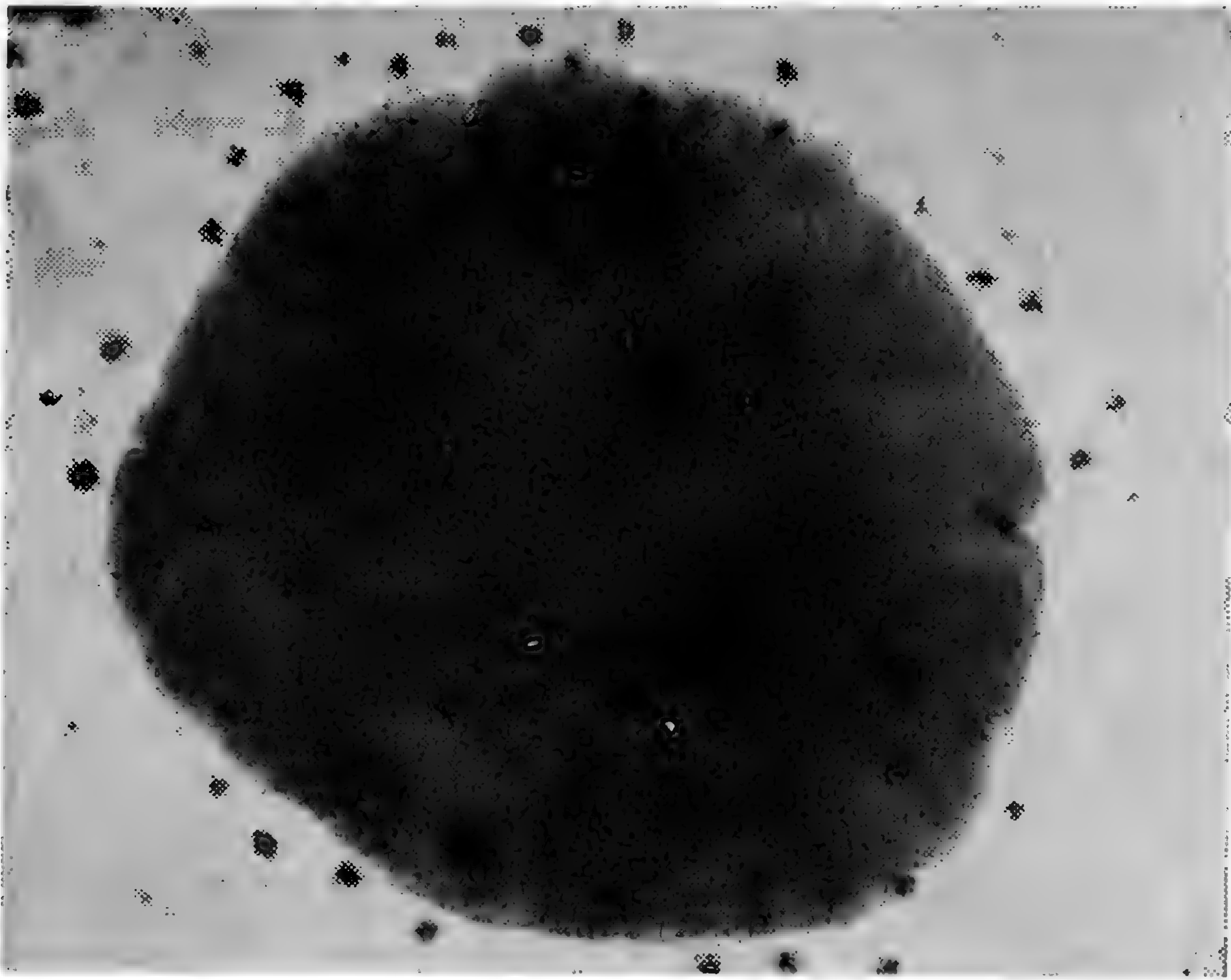


Рис. 32. Электронная микрофотография полиэдра и сферических вирусных частиц вируса цитоплазменного полиэдроза металловидки капустной *Trichoplusia ni* (Hübner); ×74 250. (С любезного разрешения R. R. Granados, Boyce-Thompson Inst. Plant Res. Inc.)

так называемая «капсула», в результате чего образуется тельце-включение (рис. 31). Палочковидные вирионы содержат ДНК и сходны с вирионами ВЯП. Размер, как правило, овальных телец-включений, примерно 200×400 нм.

Вирусы цитоплазменного полиэдроза (ВЦП) — третья группа возможных кандидатов для практического использования. Они развиваются только в цитоплазме эпителиальных клеток средней кишки хозяина. Сферические вирионы включены поодиночке в полиэдрические тельца-включения (рис. 32) и содержат двухцепочечную РНК. Их средний диаметр 60 нм. Диаметр полиэдрических телец-включений — 0,5—15 мкм. Заражение ВЦП не всегда летально, но оно приводит к замедлению роста личинок и уменьшению продолжительности жизни и плодовитости имаго.

Энтомопоксвирусы (ЭПВ) — группа, открытая лишь сравнительно недавно, в 1963 г.; накопленные к настоящему времени данные о ней собраны в обзоре Гранадоса (Granados, 1973). На основании размера и строения вирусных частиц группу, видимо, можно разделить на три подгруппы, представители которых поражают насекомых трех разных отрядов. ЭПВ реплицируются в цитоплазме клеток жирового тела хозяина и, возможно, в гемоцитах. Форма вирионов самая разнообразная, от яйцевидной до кубовидной, размеры 250×300×200 нм, ДНК двухцепо-

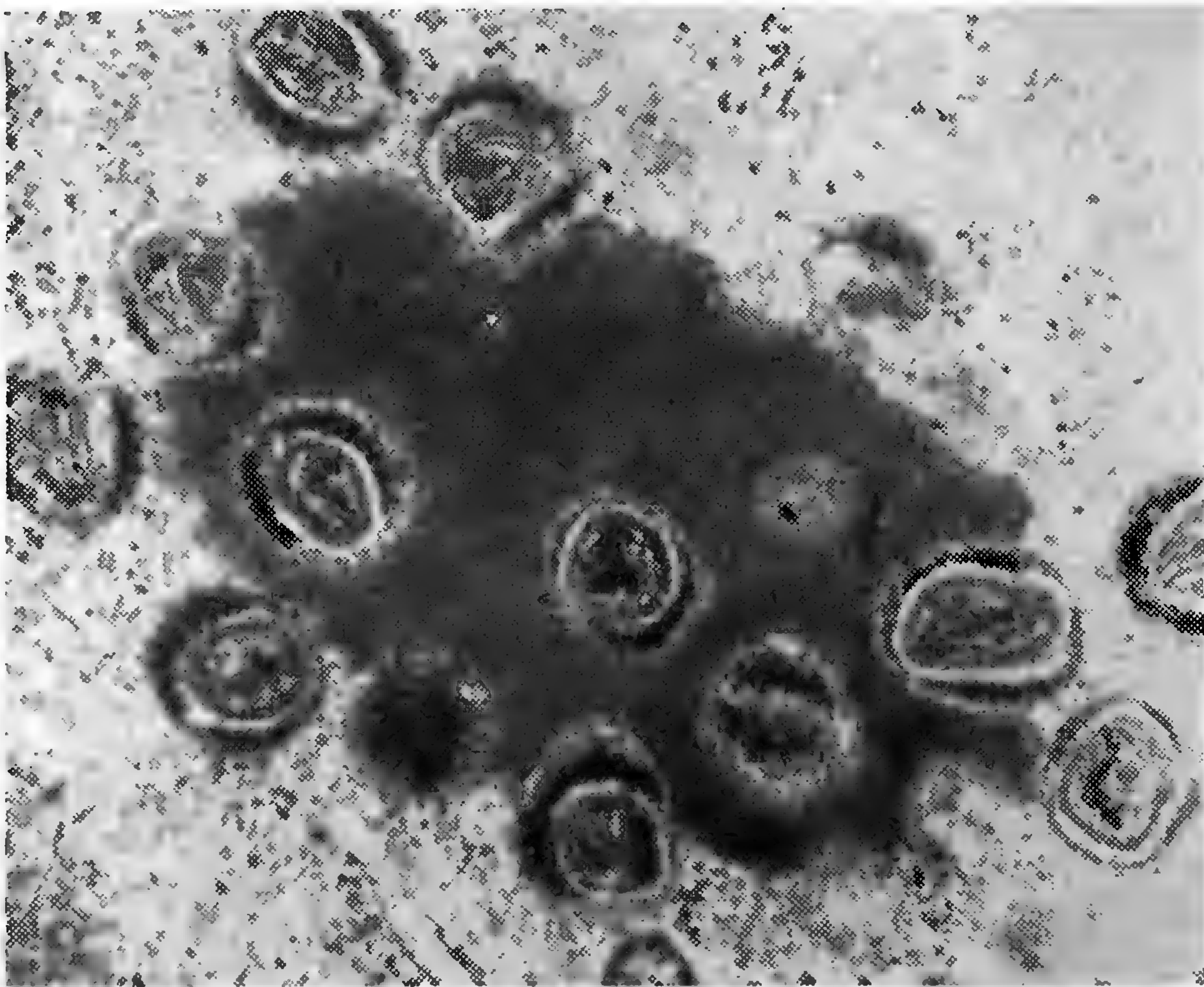


Рис. 33. Электронная микрофотография тельца-включения энтомопоксвируса гусеницы *Amsacta moorei* Butter; ×60 450. (С любезного разрешения R. R. Granados, Boyce-Thompson Inst. Plant Res. Inc.)

чечная. Могут образоваться тельца-включения двух типов: крупные, с формой от яйцевидной до неправильной, длиной 2—8 мкм (рис. 33) и более мелкие веретеновидные тельца, лишенные вирусных частиц. Поскольку энтомопоксвирусы очень сходны с оспенными вирусами позвоночных, прежде чем переходить к рассмотрению возможности их использования следует накопить как можно больше данных, подтверждающих их безопасность.

Неинкапсулированные (не образующие телец-включений) вирусы радужности (ВР) интенсивно изучались Смитом (Smith, 1967). Первоначальное место размножения вируса — цитоплазма клеток жирового тела хозяина (рис. 34). ВР встречаются в зараженных личинках хозяев в очень больших количествах, составляя до 25% сухого веса хозяина. Вирусы самопроизвольно кристаллизуются внутри живого насекомого, придавая его тканям благодаря брэгговскому отражению характерную разноцветную окраску с переливами. Вирус радужности *Tipula* (ВРТ) имеет форму икосаэдра с поперечником 130 нм и содержит двухцепочечную ДНК. Хотя он встречается только у двукрылых, его удалось искусственно передать представителям отрядов Lepidoptera и Coleoptera (Smith, 1967).

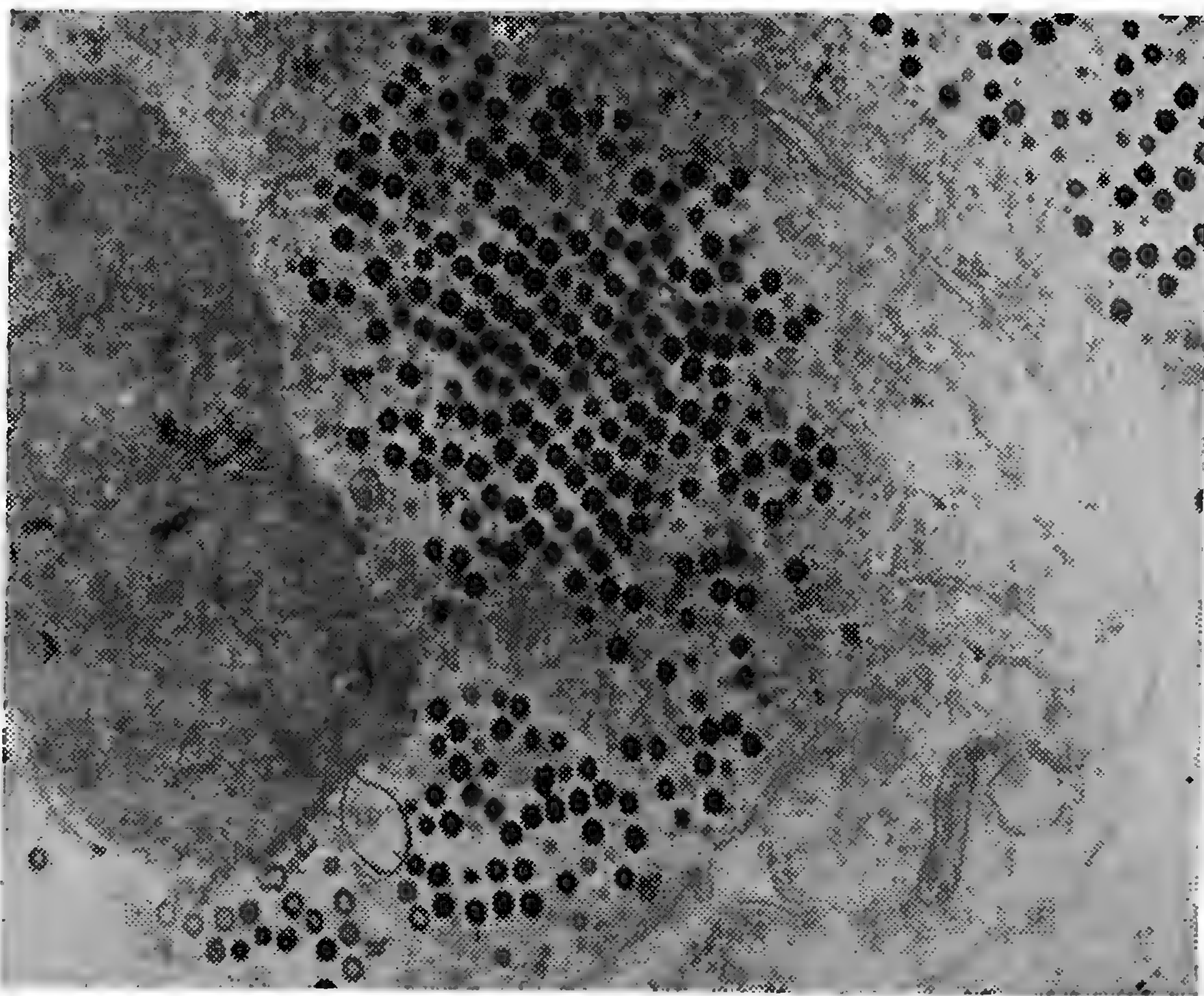


Рис. 34. Электронная микрофотография вируса радужности *Chilo* (CIV) азиатской стеблевой огневки *Chilo suppressalis* (Walker) в клетке из культуры тканей *Trichoplusia ni* (Hübner); ×18 700. (С любезного разрешения R. R. Granados, Boyce-Thompson Inst. Plant Res. Inc.)

3.6.2.2. Биология

Вирусы, относящиеся к группе вирусов ядерного полиэдроза (ВЯП), которая до сих пор изучалась особенно интенсивно, являются важным орудием в борьбе с некоторыми вредными насекомыми, причиняющими большой экономический ущерб. За редкими исключениями, ВЯП специфичны в отношении определенных хозяев и потому не должны вызывать заметных нарушений во внешней среде. Нередко они способны сами сохраняться в среде (например, вирус ядерного полиэдроза елового общественного пилильщика), не теряя или почти не теряя вирулентности. Поэтому устойчивость хозяина не имеет большого значения. Дождь смывает с поверхности растений лишь небольшую часть вирусного материала, но солнечный свет быстро инактивирует вирусы. Большинство исследований показывает, что в верхнем сантиметровом слое почвы вирусы накапливаются в большом количестве и их вирулентность сохраняется довольно долго (Stairs, 1973).

Чтобы проявить свою активность, вирусы насекомых должны проглатываться хозяевами. Например, для ВЯП можно нарисовать следующую обобщенную картину. Поглощенные насекомым тельца-включения растворяются в щелочном содержимом киш-



Рис. 35. Гусеница последнего возраста хохлатки *Symmerista leucitys* Franclemont свешивается с коры дерева, зацепившись за нее одной ложной ножкой (указана стрелкой). Это типичная поза гусеницы, погибшей от вируса ядерного полиэдроза.

ки хозяина, в результате чего заключенные в них вирионы освобождаются. Вскоре вирионы проникают через стенку кишки и входят в восприимчивые клетки. Способ заражения клетки пока не совсем ясен. Есть указания на то, что мембрана вируса взаимодействует с мембраной клетки средней кишки, и нуклеокапсид вируса передается в клетку через микроворсинки. В ядрах клеток эпителия средней кишки идет репликация вирусов без образования телец-включений (Harrap, 1970). Эти вирусы затем высвобождаются и заражают клетки других тканей хозяина. Пока неизвестно, как вирусы высвобождаются из ядер клеток средней кишки в гемолимфу, но в работе на ВЯП большой пчелиной огневки Стэйрс и Эллис (Stairs, Ellis, 1971) обнаружили инфекционные нуклеокапсиды без мембран в гемолимфе хозяина. Нуклеокапсиды с мембранами (вирионы) встречались только в интактных ядрах или внутри полиэдров. Поэтому Стэйрс (Stairs, 1973) предположил, что вирус переходит из клетки в клетку в виде голых нуклеокапсидов. Личинка, содержащая миллиарды свежереплицированных телец-включений, через какое-то время погибает. Содержимое ее тела разжижается, покровы становятся крайне хрупкими (рис. 35). При любом прикосновении покровы лопаются, и жидкое содержимое с полиэдрами распространяется по окружающей листве, где его поглощают другие личинки хозяина.

3.6.2.3. Массовое производство энтомопатогенных вирусов

Массовое производство вирусов, за немногими исключениями, пока не достигло промышленного размаха, да и мелкомасштабное их производство для экспериментальных целей развито еще недостаточно. Нужные количества вирусов можно получить, скармливая загрязненную вирусом листву здоровым личинкам хозяина на разных стадиях развития. Инокулят для начала производства получают от нескольких больных личинок. Обычно кормовые растения, на которых обитает большая естественная или искусственная популяция личинок насекомого, опрыскиваются водными суспензиями, выделенными из больных личинок. Через 7—9 дней, когда обработанные таким образом личинки начинают погибать, их собирают. Смирнов (Smirnoff, 1964) разработал полевую установку, вмещающую 500 000 личинок пилильщика *Neodiprion swainei* Meddleton и листву для их питания. В первые 5—8 дней питания листву ежедневно опрыскивали суспензией вируса. Больные и гибнущие личинки либо сами падали с листвы, либо удалялись. Затем их помещали в стеклянные сосуды с водой и растирали пестиком. Смесь (1 часть личинок и 3 части воды) отстаивалась несколько дней, а затем ее трижды фильтровали. Чтобы получить больше полиэдров, можно увеличить число фильтраций. Фильтраты хранили в темноте при 4°C и pH 6—7, чтобы не допустить растворения полиэдров. Смирнов (Smirnoff, 1964) получил этим методом из 100 000 убитых вирусом личинок пилильщика 13 л суспендированных полиэдров. Для дальнейшей очистки применяют дифференциальное центрифугирование при малых скоростях. Стэйрс (Stairs, 1971) описал еще один метод получения из пилильщиков сравнительно чистого вирусного материала. Метод состоит в простом удалении средней кишки из заболевших, но еще живых личинок. В этой кишке содержится весь реплицированный вирусный материал, благодаря чему легко получают незагрязненные полиэдры в высокой концентрации.

Лучший пример промышленного производства вирусов — метод, разработанный для вируса ядерного полиэдроза *Heliothis*. При его разработке основными целями были производительность метода, безопасность получаемого вируса и его полевая эффективность (Ignoffo, 1973). Поскольку в настоящее время удается размножать вирусы только в живых клетках, тканях или целых организмах, выгоднее всего использовать живого хозяина. Развитию производства вирусов способствовала успешная разработка в последние 30 лет полусинтетических или искусственных рационов для насекомых (Smith, 1966). Сейчас удается круглогодично выращивать хлопковую совку *Heliothis zea* (Boddie) в лаборатории. В общих чертах метод состоит в том, что полусин-

тетическая, основанная на агаре питательная среда со всеми необходимыми веществами и витаминами разливается по сосудам, каждый из которых по объему достаточен для полного развития одной гусеницы. После застывания питательной среды только что вылупившихся из яиц гусениц помещают по одной в ячейки и инкубируют 5—7 дней при 30±1°С. Пять процентов гусениц оставляют для завершения развития, чтобы обеспечить маточный материал для дальнейшего разведения, а остальные 95% идут на производство вируса. Поверхность питательной среды опрыскивают вирусной суспензией, и через 6—8 дней благодаря репликации внутри гусениц образуется в 5—10 тыс. раз больше вируса, чем было израсходовано для инокуляции. Согласно Игноффо (Ignoffo, 1973), одна зрелая гусеница дает 36 млрд. телец-включений. Это примерно 30% ее сухого веса. Убитых вирусом гусениц собирают, растирают, фильтруют и перерабатывают в сухой или влажный продукт, готовый к использованию после определения активности и чистоты (Ignoffo, Hink, 1971).

Чтобы ускорить процесс и уменьшить затраты ручного труда на опытной установке, там, где это было возможно, применялась автоматизация. Игноффо (Ignoffo, 1973) сообщает, что опытная установка давала 1 млн. личинок в месяц. Соответственно увеличив масштабы технологии, испытанной на опытной установке, можно перейти к промышленному производству. Стоимость получения одной гусеницы составит при этом менее 2 центов, тогда как на лабораторной стадии и на стадии опытной установки она составляет 7 и 5 центов соответственно (Ignoffo, 1974). Сейчас рассматриваются другие возможные промышленные методы, например применение культуры тканей и ферментации с использованием дрожжевых и бактериальных клеток в качестве хозяев.

Много времени заняла проверка безвредности вируса — главным образом потому, что ранее таких работ не проводилось и пришлось вырабатывать особые критерии безопасности. Игноффо (Ignoffo, 1973, 1974) описывает множество сложных тестов, предпринятых для проверки безопасности вируса ядерного полиэдроза *Heliothis*, и отмечает, что «ни в одном случае, ни в одном опыте токсичность или патогенность для другого организма, кроме вида-мишени *Heliothis*, не выявлялась». Но только 8 декабря 1970 г. Управление по пищевым и лекарственным препаратам США официально дало временное разрешение на применение ВЯП *Heliothis*. В 1973 г. применение этого вируса как средства защиты растений было разрешено в Испании и в других странах (Ignoffo, 1973). В январе 1976 г. Агентство по охране окружающей среды США впервые зарегистрировало «пестицид», изготовленный из встречающегося в природе вируса насекомых (Carter, 1976).

3.6.2.4. Примеры подавления вредителей с помощью вирусов

Было предпринято довольно много попыток использовать вирусы в программах подавления вредных насекомых, и некоторые из них оказались успешными. Стэйрс (Stairs, 1971) рассмотрел эту проблему, особо отметив программы против пилильщиков (6 видов), бабочек и чешуекрылых (8 семейств). Всего вирусы насекомых использовались при подавлении примерно 38 вредителей сельского хозяйства и леса (Anonymous, 1973b). Из-за недостатка места мы не можем перечислить здесь всех этих вредителей, но дадим основные сведения о нескольких программах. Следует учесть, что многие отличные работы, проведенные в США, считаются лишь экспериментальными потому, что федеральные власти выдавали только временные разрешения на регистрацию и использование вируса. Сейчас Агентство по охране окружающей среды одобрило эту регистрацию, и можно ожидать, что промышленность и правительственные учреждения заинтересуются программами производства вирусов для подавления вредителей. Как сообщает Картер (Carter, 1976), недавно зарегистрирован и разрешен к применению против совок *H. zea* и *H. virescens* (F.) новый препарат с фирменным названием «Elcar». Ожидается, что вслед за ним будет разрешено использовать и другие вирусные препараты. В Канаде, Европе, Южной Африке и Азии таких строгих ограничений не существует, поэтому многочисленные вирусы разных групп уже были использованы с успехом и без всякого вреда.

Распространенные в Канаде пилильщики-диприониды, может быть, больше, чем какая-либо другая группа, дали толчок к изучению микробных патогенов в целях подавления вредителей леса. Основными мишенями были виды-вредители рода *Neodiprion,* главным образом местные, и завезенные виды рода *Diprion.* Программа подавления елового общественного пилильщика *Diprion hercyniae* (Hartig), о которой мы будем говорить далее (разд. 3.7.1),— пример случайной интродукции вируса ядерного полиэдроза из Европы, возможно, с зараженными паразитоидами. Эффективность и распространение вируса, а также его связь с интродуцированными полезными паразитоидами хорошо документированы (Bird, Elgee, 1957; Neilson, Morris, 1964; Stairs, 1971). Внутриареальные переносы вируса на Ньюфаундленд и в разные части провинции Онтарио показали, что вирус сам по себе способен сократить популяции пилильщика и поддерживать их на уровне ниже экономического порога вредоносности (Bird, Burk, 1961), хотя при этом средняя численность хозяина выше, чем в случае одновременного присутствия и вируса, и паразитоидов. После введения вирус продолжал самостоятельно



Рис. 36. Личинки последнего возраста рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffroy), погибшие от вируса ядерного полиэдроза. (С любезного разрешения D. M. Benjamin, Висконсинский университет.)

распространяться в ареале хозяина. Его распространение идет в основном через сублетально инфицированных имаго, причем он, видимо, присутствует на поверхности яиц при их откладке (трансовальная передача) и переходит на выходящих из яиц личинок (Stairs, 1971). Но, как считает Бейли (Bailey, 1973), не исключена также возможность трансовариальной передачи.

Рыжий сосновый пилильщик *Neodiprion sertifer* (Geoffroy) был по неосторожности завезен из Европы в начале XX в. В 1950 г. в Онтарио из Швеции был специально завезен вирус ядерного полиэдроза *N. sertifer*. С этого времени началось его распространение по зараженным районам провинции. Он обеспечил отличное подавление вредителя, особенно на посадках елей. Чтобы предотвратить дефолиацию, вирус следует применять во время выхода личинок пилильщика из яиц. При более позднем применении личинки тоже будут уничтожены (рис. 36), но при этом возможно не удастся предотвратить сильную дефолиацию (Griffiths et al., 1971). Обычно вирус распыляют посредством ручных

опрыскивателей, портативных аэрозольных генераторов и с помощью авиации. В последнем случае норма расхода суспензии с содержанием 10^6 полиэдров в 1 мл — 4,7 л/га. Полученный в провинции Онтарио вирус перевозили для подавления *N. sertifer* в США и Европу. Происходило и самостоятельное распространение вируса, причем вирулентность его после первой интродукции не снижалась. Болезнь передается из поколения в поколение через особей, выживших после сублетального заражения.

Красноголовый сосновый пилильщик *N. lecontei* (Fitch) происходит из Северной Америки, где он серьезно вредит посадкам сосен. В 1950 г. в Онтарио был открыт местный вирус ядерного полиэдроза (Bird, 1971), инфекционность которого, как было позднее показано, в 10 раз выше, чем у вирусов *N. sertifer* и *D. hercyniae*. Суспензией вируса, содержащей 10^4—$5 \cdot 10^7$ полиэдров в 1 мл опрыскивали пораженные пилильщиком деревья из расчета 50 мл на 2 м дерева. Заболевших личинок собирали через 8—13 дней. Из 45 000 зараженных личинок можно приготовить примерно 38 000 л вирусной суспензии. Хотя выход полиэдров при этом методе невелик, общее количество инфекционного начала (свободные вирусы плюс полиэдры) велико (Bird, 1971). Берд разработал метод лиофильной сушки, позволяющий вместо извлеченных полиэдров хранить зараженных вирусом личинок. Для подавления *N. lecontei* в поле он использовал дозы 0,01 г высушенных этим методом зараженных личинок на 1 л воды, расходуя при опрыскивании 9,3 л/га. Как и с другими пилильщиками, в данном случае для создания эпизоотии важно применять вирус во время выхода личинок из яиц. Передаче вируса от колонии к колонии на дереве способствуют дожди, капли испражнений, падальщики, а передачу между деревьями осуществляют, видимо, личиночные паразитоиды (Bird, 1961). Переносчиками могут служить также насекомоядные птицы, через кислую среду кишечника которых вирусы насекомых проходят неповрежденными (Franz, 1961b).

Виды рода *Heliothis* (Lepidoptera: Noctuidae) распространены по всему миру и наносят большой вред разным культурам. Химическое подавление *Heliothis* на хлопчатнике в США обходится ежегодно в сумму свыше 50 млн. долл. (Ignoffo, 1973). К тому же есть сообщения о росте полевых популяций вредителя, связанном с тем, что он становится устойчивым к химическим средствам. Хотя первый вирус ядерного полиэдроза, выделенный из *Heliothis*, был найден в Южной Африке, метод промышленного производства разработан в США Игноффо и его сотрудниками на вирусном материале из Техаса. Игноффо (Ignoffo, 1973) подробно излагает историю вируса *Heliothis* от лабораторной стадии (1961—1964) через стадию опытного производства (1965—1970) до промышленного производства (1971 —

по настоящее время). Методом отбора пока не удалось повысить естественную вирулентность вируса. Сначала (1963 г.) вирусный материал применяли однократно против *H. zea* на сорго в количестве $2{,}9 \cdot 10^{11}$ полиэдрических телец-включений (ПТВ) на гектар. При этом достигалось отличное подавление популяций. На хлопчатнике распыление вируса 8—9 раз за сезон в дозе $1{,}5 \cdot 10^{12}$ ПТВ/га дало лучшие результаты, чем подобная обработка инсектицидами. Игноффо нашел, что урожаи хлопка при дозах выше 247 личиночных эквивалентов (ЛЭ) на 1 га не увеличились (Ignoffo, 1966) (1ЛЭ$=6 \cdot 10^9$ телец-включений).

На стадии опытного производства продукцию отправляли в разные страны мира для испытания, в основном против *H. zea* или *H. virescens* на хлопчатнике. Результаты показали, что обработанные вирусом хлопковые поля дали урожай значительно выше, чем необработанные, и что вирус в большинстве случаев был как минимум столь же эффективен, как инсектициды. Важно следить за тем, чтобы при распылении растения покрывались суспензией равномерно, так как вирус для проявления своей активности должен легко поглощаться личинками. Обработка с помощью аэрозольного генератора с дозами 10 ЛЭ/га была столь же эффективна, как опрыскивание с помощью ранцевых ручных распылителей при дозе в 10 раз выше. Опубликованы многочисленные работы, в которых детально исследовалась эффективность описанного метода и дается его общая оценка (Allen, 1968; Stairs, 1971; Anonymous, 1973b; Bailey, 1973; Ignoffo, 1973). Эксперименты показали, что на разных культурах нужны разные схемы применения: так, при близких концентрациях вируса для сорго нужно одно опрыскивание, а для кукурузы и хлопчатника — несколько. В стандартных опытах, проведенных в хлопковом поясе США, использовалась доза 98,7 ЛЭ/га ($=5{,}9 \cdot 10^{11}$ ПТВ/га) (Jgnoffo et al., 1972). Недавняя регистрация вирусов ядерного полиэдроза *Heliothis* и разрешение на их использование против хлопковых совок, выданное Агентством по охране окружающей среды, должны стимулировать их широкое применение в программах подавления, особенно в интегрированных.

3.6.3. Простейшие (Protozoa: Sporozoa и Cnidospora)

Большинство ассоциированных с насекомыми простейших относится к подтипам Sporozoa и Cnidospora (Brooks, 1974); сюда же входят простейшие, наиболее перспективные для использования в программах биологического подавления вредных насекомых. Прамер и Аль-Рабиаи (Pramer, Al-Rabiai, 1973) указывают, что существует около 35 000 видов простейших и что

их нельзя считать простыми одноклеточными животными. В самом деле, их иногда называют «сложными неклеточными протистами». Таксономия простейших постоянно пересматривается. Существует несколько классификаций простейших (Hall, 1953; Kudo, 1954; Weiser, 1961; Honigberg et al., 1964), причем на уровне родов они лучше согласуются друг с другом, чем на более высших уровнях. Многие протозоологи сейчас используют систему Хонигберга и др. (Honigberg et al., 1964) с некоторыми модификациями (McLaughlin, 1971; Brooks, 1974). К настоящему времени по болезням насекомых, вызываемым простейшими, опубликованы прекрасные обзоры, в которых особое внимание уделено историческому аспекту, естественным эпизоотиям, распространению патогенов, устойчивости их во внешней среде и перспективам использования их в подавлении вредителей (Kramer, 1963; Weiser, 1963; McLaughlin, 1971, 1973; Brooks, 1973, 1974; Maddox 1973; Pramer, Al-Rabiai, 1973; Lipa, 1975).

Протозойные инфекции у насекомых относятся к вялотекущим. По большей части это не острые, а хронические болезни, так что они могут действовать на хозяев довольно долгое время. Болезнь часто проявляется у насекомого-хозяина только в уменьшении жизнеспособности, плодовитости и продолжительности жизни. Прамер и Аль-Рабиаи (Pramer, Al-Rabiai, 1973) писали: «Мы считаем, что простейшие мало пригодны для применения в качестве микробных инсектицидов в тех случаях, когда требуются быстрые и краткосрочные действия. Но нам кажется, что простейшие могут играть важную роль в системах интегрированного контроля, где благодаря их общему ослабляющему воздействию активность популяций вредителя может сократиться до такого уровня, на котором возможно рентабельное применение других средств. В идеале они должны действовать на несколько поколений видов-хозяев и ослаблять их до такой степени, чтобы они гибли либо от меньших доз инсектицида, чем потребовались бы в ином случае, либо от другого агента биологического подавления, например вируса или бактерии, более вирулентного и более специфичного, чем простейшее».

Большинство авторов согласны с этими взглядами. Но не исключено, что некоторые виды простейших могут и сами по себе оказаться основными факторами подавления при введении их в некоторые популяции вредных насекомых. В двух случаях применения простейших — при введении их в качестве временных «инсектицидов» или с целью постоянной акклиматизации — от них требуются разные качества. Эти качества подробно обсуждает и сравнивает в своей работе Мак-Лафлин (McLaughlin, 1973). Особое внимание он обращает на вирулентность простейших, методы их применения, количество инокулята, стоимость производства. Он рассматривает вопросы хранения, устойчиво-

сти в среде и безопасности простейших, а также вопрос о предсказуемости результатов.

Были изучены естественные эпизоотии протозойных заболеваний нескольких экономически важных вредителей, таких, как кукурузный мотылек, еловая листовертка-почкоед, и другие чешуекрылые, а также майский жук, несколько видов мух, водные двукрылые (в том числе комары), вредители запасов и кузнечики (McLaughlin, 1971, 1973; Pramer, Al-Rabiai, 1973; Lipa, 1975). Подробно изучалась *Malameba locustae* King et Taylor (Sarcodina: Amoebidae), важное простейшее, ассоциированное примерно с 45 видами саранчовых. Это простейшее считается перспективным для будущего применения в программах подавления саранчовых (McLaughlin, 1971; Brooks, 1974). Но, кроме этого вида, наиболее изученные простейшие относятся в основном к Sporozoa (особенно грегарины рода *Mattesia*) и Cnidospora (Microsporea: Nosematidae, роды *Glugea, Perezia, Thelohania* и т. д.). Мы кратко обсудим некоторые потенциально полезные взаимоотношения грегарин и микроспоридий с их насекомыми-хозяевами.

3.6.3.1. Неогрегарины (Sporozoa; Neogregarinida: *Mattesia)*

Неогрегарины встречаются главным образом в жировом теле и кишечнике Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera и Diptera. Их высокая степень патогенности для насекомых-хозяев делает их лучшими кандидатами для использования в программах биологического подавления вредных насекомых. Мы уже говорили о сложности таксономических проблем у простейших, но роды неогрегарин четко различаются по морфологии трофозоитов и мерозоитов, числу шизогоний и по количеству и морфологии спор в каждой гаметоцисте (Brooks, 1974). Представителям рода *Mattesia,* который мы рассмотрим в качестве примера, свойственна и мелкоядерная и крупноядерная шизогония, а в их гаметоцистах обычно образуются две споры (Canning, 1964; Brooks, 1974; Nara, 1975).

Mattesia grandis McLaughlin — важный патоген хлопкового долгоносика *Anthonomus grandis* Bohemano. Недавние полевые опыты с ним показали его значительную перспективность (разд. 3.7.2.2). Мак-Лафлин и его сотрудники подробно описали *M. grandis,* а также выяснили взаимоотношения этой неогрегарины с хлопковым долгоносиком (McLaughlin, 1971, 1973; Brooks, 1974).

Неогрегарина *M. trogodermae* Canning тоже подробно изучена, однако вопрос о том, будет ли она применяться в программах биологического подавления вредных насекомых, еще не ре-

шен; его исследование находится пока на стадии экспериментов (Burkholder, Boush, 1974; разд. 3.7.2.3). Каннинг (Canning, 1964) описал *M. trogodermae* как новый вид, выделенный из кожееда *Trogoderma granarium* Everts, и выяснил его жизненный цикл. Хорошо иллюстрированное исследование жизненного цикла, подтвердившее выводы Каннинга, опубликовал недавно Нара (Nara, 1975). В его работе приведены также данные об образовании спор. В кратком изложении жизненный цикл выглядит так: инфекционные споры поглощаются личинкой хозяина, и через 1 ч большинство спор оказываются уже пустыми или почти пустыми. Выходящие спорозоиты двигаются в просвете кишки и вскоре через стенку кишки выходят в гемоцель, проникая там в клетки чувствительных к ним тканей. В течение двух дней спорозоиты становятся мелкоядерными шизонтами, которые путем шизогонии дают множество подвижных червеобразных мелкоядерных мерозоитов. При шизогонии образуются характерные мелкоядерные розетки — их в большом количестве можно видеть через 5 дней после заражения. Отделившись от розетки, каждый мерозоит постепенно увеличивается, становится бородавчатым, и путем периферического почкования образует несколько крупноядерных мерозоитов. Мерозоиты обычно остаются прикрепленными 5—9 дней, пока не вырастут полностью. Крупноядерные мерозоиты, описанные Нарой (Nara, 1975), видимо, более похожи на мерозоиты *M. grandis,* чем на мерозоиты, описанные Каннингом (Canning, 1964) для *M. trogodermae*. К одному шизонту обычно прикреплено 8 выросших крупноядерных мерозоитов. Затем они отрываются и становятся округлыми гамонтами, которые сливаются попарно и после клеточного деления дают 4 гаметы и 2 остаточных тела с двумя ядрами. Гаметы объединяются, образуя 2 зиготы, у которых позже развиваются толстые споровые стенки, и они становятся типичными парными спорами *Mattesia.* Период развития от споры до споры занимает около двух недель.

Возможность массового производства спор *M. trogodermae* изучал Нара (Nara, 1975). Он нашел, что такое производство возможно при использовании вредителя запасов из кожеедов *Trogoderma glabrum* (Herbst). Как показал Нара, молодые личинки *T glabrum,* голодавшие в течение 24 ч, а затем получавшие корм со спорами *M. trogodermae,* рано заболевают, гибнут и так сильно сморщиваются, что для производства спор они не пригодны. Однако подходящими для этой цели оказались личинки более старшего возраста, так как благодаря своим более крупным размерам они вмещают больше спор, сморщиваются незначительно и легко извлекаются из питательной среды (рис. 37). Независимо от концентрации спор или возраста личинок при заражении процент заражения (но не смертности) ве-



Рис. 37. Личинки *Trogoderma glabrum* (Herbst) (Dermestidae), зараженные *Mattesia trogodermae* Canning. Первая слева личинка — незараженная, в то время как остальные представляют собой личинки, находящиеся в разных стадиях заражения. Видны общие внешние признаки болезни. Зараженные личинки уменьшаются в длине и через анальное отверстие выделяют светлоокрашенное содержимое (личинки 2 и 3). Перед гибелью и у погибших личинок отмечается впячивание абдоминальных стернитов (личинки 3 и 4) в результате иссушения и превращения большей части тканей насекомого в спороносную ткань. (С любезного разрешения T. J. Shapas и W. E. Burckholder, Висконсинский университет.)

лик. Видимо, нет смысла содержать зараженных личинок для производства спор долее 15 дней после заражения. При хранении спор в смеси с целлюлозой при 4°С или внутри мертвых личинок *T. glabrum* при —19°С в течение нескольких лет их инфекционность не снижалась. Обработку патогенными простейшими удобно проводить для подавления насекомых — вредителей запасов в искусственных местообитаниях, где легко регулировать условия их жизни, а также для подавления специфических вредителей теплиц.

3.6.3.2. Микроспоридии (Cnidospora: Microporea)

Микроспоридиям (класс Microsporea) свойственны споры одноклеточного происхождения, содержащие одиночный спороплаcт и, как правило, имеющие в стрекательной капсуле одну длинную спирально закрученную полярную нить (Brooks, 1974). Считается, что большинство видов насекомых ассоциировано хотя бы с одним видом микроспоридий; в настоящее время описано более 200 таких видов насекомых. Некоторые микроспоридии обладают специфичностью в отношении хозяина или ткани, другие не имеют такой специфичности. Мэддокс (Maddox, 1973) перечисляет следующие характеристики микроспоридий, способ-

ствующие созданию ими устойчивой инфекции: «Высокая устойчивость спор к неблагоприятным условиям среды; широкий круг хозяев; низкий инфекционный порог; толерантность к высоким дозировкам спор; трансовариальная передача с помощью паразитов и с пищей через рот; короткое время генерации; длительное выделение спор с фекалиями хозяина; производство большого количества спор в ходе болезни; большой температурный диапазон, приемлемый для развития». Естественно, ни один из представителей микроспоридий не обладает сразу всеми перечисленными свойствами, так как каждый вид эволюционировал в определенном направлении, наилучшим образом приспосабливаясь к хозяину (или хозяевам) и среде.

Хотя между микроспоридиями существует некоторое межвидовое и межродовое разнообразие, по своей морфологии, жизненному циклу, биологии и влиянию на хозяев они образуют единую группу, что позволяет нам обрисовать некоторые основные объединяющие их черты. Для всех микроспоридий характерно особое строение споры, которая обычно имеет яйцевидную или грушевидную форму размером 3—8×1—3 мкм. На переднем конце споры — полярный колпачок, под ним — сложно устроенный поляропласт. Полярная нить прикрепляется к полярному колпачку и идет в заднюю часть споры, где она сворачивается спиралью. Нить представляет собой трубочку с двуслойной стенкой. Внутри споры, помимо вакуоли, расположенной у заднего конца, находится двуядерная спороплазма (двуядерный амебоидный зародыш). Микроспоридии передаются от насекомого к насекомому обычно в стадии споры.

Спора, как правило, попадает в кишечник насекомого перорально с загрязненной пищей. Ее прорастание происходит в передней части средней кишки. Передача возбудителя может происходить также через яйцо или при уколе загрязненным яйцекладом перепончатокрылого паразитоида. Перед прорастанием в споре происходит ряд изменений. Поляропласт, видимо, впитывает воду, увеличивается в объеме, и благодаря возникающему при этом давлению полярная нить быстро выбрасывается и разворачивается. При этом она пробивает перитрофическую мембрану и внедряется в кишечный эпителий хозяина. После разворачивания нити двуядерный амебоидный зародыш проходит по ней в дистальную часть клетки хозяина. Из клеток кишечного эпителия зародыш переходит в гемоцель, а оттуда проникает в клетки различных тканей. Некоторые зародыши сначала делятся вне клетки, в результате чего появляются инфекционные одноядерные планонты. В клетках хозяина спороплазмы или планонты позже дают шизонтов с 1—16 ядрами. Шизогония затем приводит к образованию диплокарионтов, в которых два ядра совершают своеобразный половой процесс

(Kramer, 1963; Brooks, 1974). Позже диплокарионты превращаются в споронты, а те либо дают одиночные споры, либо продолжают развиваться с образованием от 2 до 16 и более дочерних ядер. Эти ядра становятся ядрами споробластов, которые вместе могут составлять крупное образование — панспоробласт. Внутри панспоробласта каждый споронт превращается в отдельную спору, готовую к новому циклу в новом хозяине.

Влияние на хозяина инфекции, вызванной микроспородией, может быть самым разнообразным; оно часто зависит от того, какие ткани поражены. Кремер (Kramer, 1963) отмечает высокую смертность; нарушение развития хозяина, например уменьшение размеров особей и замедление созревания или недоразвитие половых органов у имаго; уменьшение репродуктивного потенциала; уменьшение подвижности, благодаря чему облегчается ловля насекомых хищниками и затрудняется миграция; увеличение чувствительности к инсектицидам и высоким температурам.

3.6.3.3. Примеры подавления вредителей с использованием простейших

Попытки использования простейших на практике немногочисленны, но некоторые из них заслуживают упоминания. Мы уже отметили возможность использования *M. locustae* против приносящей вред саранчи (разд. 3.6.3) и *M. grandis* — против хлопкового долгоносика (разд. 3.7.2.2). Есть также сообщения об экспериментальном применении *Nosema locustae* Canning для подавления кузнечиков в штатах Монтана и Вайоминг (США) (Henry, 1971; Henry, Oma, 1974; Kellen, 1974; Carter, 1976). Различные количества спор *N. locustae* в приманках из отрубей помещали на опытные участки площадью по 4 га и через 6 нед плотность популяций трех видов-мишеней кузнечиков падала на 34,5%. Один зараженный взрослый кузнечик дает количество спор, достаточное для того, чтобы обработать 1,2 га, так что метод кажется довольно перспективным.

Микроспоридии рода *Thelohania* уже давно считаются потенциальными агентами для биологического подавления вредных насекомых. В природе они часто подавляют популяции насекомых. Например, Хилзенхофф и Ловетт (Hilsenhoff, Lovett, 1966) сообщают, что зараженность *Thelohania* sp. встречается осенью в висконсинских популяциях одного вида хирономид у 0,9—9,5% особей. Зараженные хирономиды легко распознаются (рис. 38) Наиболее широко *Thelohania* применялись для подавления вредных насекомых в Европе, где Вейзер и Вебер (Weiser, 1957; Weiser, Veber, 1957) использовали этот вид против американской белой бабочки *H. cunea* (Drury). Они применяли водные

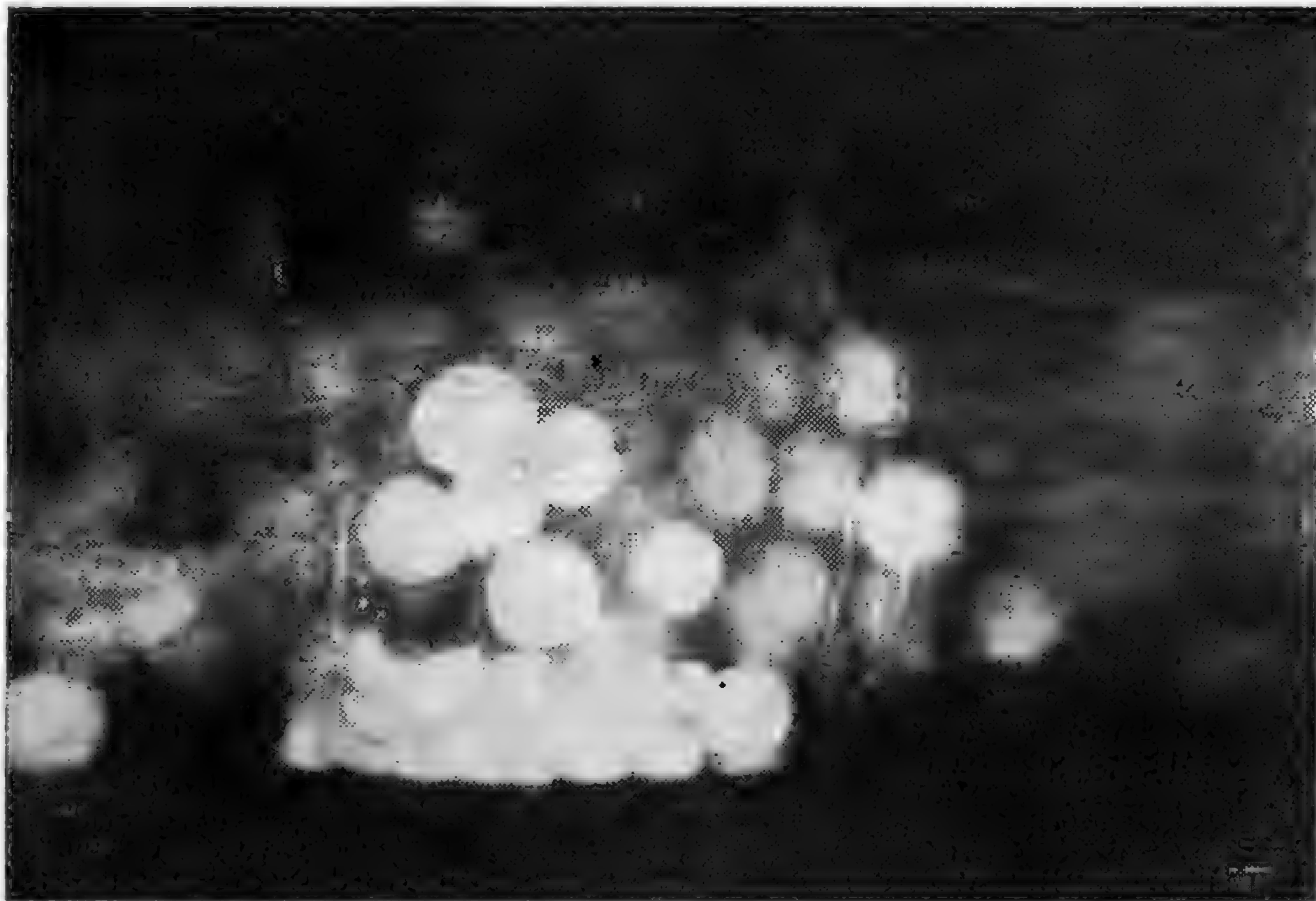


Рис. 38. Часть личинки четвертого возраста комара-дергуна *Tendipes plumosus* (L.). Видны массы спор *Thelohania* sp. (С любезного разрешения W. L. Hilsenhoff и O. L. Lovett, Висконсинский университет.)

суспензии спор *Thelohania hyphantriae* Weiser (около $3 \cdot 10^6$ спор/ /мл), как применяют инсектициды, и в результате через две недели была отмечена 25%-ная смертность гусениц, а через четыре недели смертность достигла 100%. Однако микроспоридия *Thelohania* в популяциях бабочки не акклиматизировалась, и эпизоотии не возникло. По-видимому, инфекционные споры, которые могли бы заразить других гусениц хозяина, редко выделяются с фекалиями больного насекомого, а в связи с тем, что зараженные гусеницы перестают питаться и не уходят из своего гнезда, они никак не способствуют распространению патогена. Кроме того, из крон деревьев больных гусениц удаляют хищники. Вероятно, именно этими причинами объясняются неудачные результаты других опытов с *T. hyphantriae*, когда суспензией спор опрыскивали лишь небольшую долю паутинных гнезд в сильно зараженном районе, надеясь вызвать эпизоотию. *Thelohania* сохраняется в небольших количествах в гусеницах других бабочек, живущих в том же местообитании, но эти очаги инфекции редко порождают эпизоотию.

3.6.4. Грибы (Fungi)

Энтомопатогенные грибы сыграли важную роль на начальных этапах истории патологии насекомых; позже их стали считать потенциально полезными организмами, перспективными для



Рис. 39. Погибшая саранча *Melanoplus* sp. плотно прикрепилась ногами и ротовыми частями к стеблю растения, что характерно для поражения грибом *Entomophthora grylii* Fresenius. Эпизоотии болезни, вызываемой этим грибом, обычны в плотных осенних популяциях саранчи.

подавления вредных насекомых. Патогенные грибные инфекции называются микозами. Опытные биологи-полевики не раз наблюдали в своих путешествиях микозные эпизоотии (рис. 39). Микозы насекомых вызываются грибами следующих классов: Phycomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes (Fungi Imperfecti). Порядки, семейства и роды, считающиеся наиболее пригодными для биологического подавления вредных насекомых, относятся к Phycomycetes и Deuteromycetes. В энтомологической литературе много сведений об ассоциациях грибов с насекомыми, таксономии грибов, способах заражения ими насекомых, их жизненных циклах, патогистологии, методах разведения и попытках колонизации грибов с целью подавления вредных насекомых (Sweetman, 1958; Hall, 1964; Steinhaus, 1964; Müller-Kögler, 1965; Madelin, 1966; Roberts, Yendol, 1971; Roberts, 1973; Bell, 1974; Ferron, 1975).

Хотя известны сотни видов энтомогенных грибов (их около 35 родов), подробно изучались очень немногие из них (Roberts, 1973). В основном внимание исследователей привлечено к родам *Beauveria* (возбудитель белой мускардины), *Metarrhizium* (возбудитель зеленой мускардины), *Enthomophthora* и *Coelomomyces*.

3.6.4.1. Beauveria и *Metarrhizium* (Deuteromycetes)

К роду *Beauveria* относится *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin — один из первых организмов, чья связь с микозами насекомых (в данном случае — шелковичного червя) была доказана в начале XIX в. (Steinhaus, 1949; Sweetman, 1958). С тех пор виды этого рода отмечены примерно у 175 видов насекомых только в Северной Америке (Steinhaus, 1964). Детальный анализ на уровне вида, основанный на форме конидий, позволил сократить число видов в роде с 14 до 2 — *B. bassiana* и *Beauveria tenella* (Delacroix) Siemaszko (MacLeod, 1954). В полевых условиях против насекомых-вредителей эти два вида применялись чаще, чем какие бы то ни было другие грибы (Franz, 1961b; Roberts, 1973). В конце XIX в. в Канзасе (США) была проведена широкая кампания против белокрылого клопа с использованием гриба *B. bassiana,* препарат которого бесплатно раздавался фермерам (разд. 2.1.2). Хотя эта программа не дала желаемых результатов, после ее проведения стало ясно, что в эффективности грибов большую роль играют условия среды.

В исследованиях, проведенных в Висконсине (Klein, 1972), была изучена патогистология в случае заражения пилильщика *D. similis* (Hartig) грибом *B. bassiana.* Гистологические препараты показали, что инфекция начинается после того, как конидиоспора попадает на хозяина и ростковая трубка проникает через интегумент личинки. Особенность микроскопических грибов состоит в том, что они проникают в тело хозяина с помощью и физических (аппрессории), и химических средств (ферменты). В местах проникновения гриба наблюдается небольшая меланизация, но сильной реакции гемоцитов на ростковую трубку не бывает. Сначала в гемолимфе циркулируют гифальные тела, а потом в насекомом начинается развитие гриба. Прежде всего гриб заселяет мышечную ткань, вскоре затем — эноциты и жировое тело. Другие органы — мальпигиевы сосуды, нервная система, резервуары шелковой железы — захватываются грибом незадолго до гибели насекомого. Трахеи свободны от гриба, пока личинка не погибнет. Заполненные мицелием личинки приобретают розовую окраску. В конце концов примерно через 9 дней после заражения конидиеносцы прорывают интегумент и полностью покрывают мертвую личинку (рис. 40). Личинки, зараженные *B. bassiana*, при 23°С становятся малоподвижными на 4—5-й день и погибают через 6—7 дней после заражения.

B. bassiana производит естественные токсины, например боверицин, который, возможно, окажется полезным в программах подавления вредных насекомых (Lysenko, Kučera, 1971; Somerville, 1973). В СССР получены штаммы *B. bassiana* с высокой виру-



Рис. 40. Личинка соснового пилильщика *Diprion similis* (Hartig), убитая энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin и обросшая его конидиеносцами. Видны конидии, хорошо заметные на темном фоне.

лентностью по отношению к чешуекрылым — вредителям плодовых культур и намечается промышленное производство препарата боверина, являющегося, по-видимому, токсином боверии (Klassen, 1975) [1]. Как сообщает Бухер (Bucher, 1964), в СССР изучаются возможности совместного применения *B. bassiana* и инсектицидов. Во Франции недавно использовали *B. tenella* против живущих в почве личинок майского хруща *Melolontha melolontha* L. В полевых экспериментах гриб оказался более эффективным, чем вирусы, риккетсии, бактерии или простейшие (Hurpin, Robert, 1972).

Для видов рода *Metarrhzium*, в частности *M. anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin, в роли хозяев выступают свыше 200 видов насекомых, в основном обитающих в почве (Roberts, 1973). *M. anisopliae* во многих отношениях сходен с *B. bassiana*. С помощью электронной микроскопии выяснена патогистология в случае заражения личинки проволочника (Elateridae) грибом *M. anisopliae*, причем особое внимание в этом исследовании было уделено функции аппрессориев (Zacharuk, 1973). В отношении безопасности *Metarrhizium* для безвредных организмов все еще существуют сомнения, хотя и в меньшей степени, чем в случае *Beau-*

Боверин является препаратом спор боверии. —*Прим. перев.*

veria. Сейчас ведутся работы с целью получить штаммы *Metarrhizium*, высоко вирулентные для определенных хозяев.

Beauveria и *Metarrhizium* — факультативные патогены, и их массовое производство возможно как в живых насекомых, так и на искусственных средах (Martignoni, 1964; Dulmage, Rhodes, 1971; Ignoffo, Hink, 1971). Для массового производства грибных патогенов заражают здоровых насекомых, собранных в поле или выращенных в лаборатории. Для этой же цели собирают в поле больных и мертвых насекомых, охваченных естественной или искусственно вызванной эпизоотией (Martignoni, 1964). Для распространения *B. bassiana* с целью борьбы с белокрылым клопом гриб размножали, помещая погибших от него клопов в садки со здоровыми в соотношении 1 : 20. Живых зараженных клопов после этого выпускали на поля. Кроме того, широко рассеивались живые конидии. Для производства *B. bassiana* в лаборатории сначала использовали среду с экстрактом солода и 3%-ным пептоном, на которой гриб дает конидии. Но затем было установлено, что и *B. bassiana*, и *M. anisopliae* хорошо растут на полутвердой среде, основанной на пшеничных отрубях (Bell, 1974). Среда и способ выращивания аналогичны уже описанным для бактерии *B. thuringiensis* (разд. 3.6.1.4).

3.6.4.2. Entomophtora (Phycomycetes)

Род *Entomophthora* распространен по всему миру. К нему относятся почти все представители порядка Entomophthorales (Roberts, 1973). Эпизоотии, вызываемые *Entomophthora*, широко распространены; их результаты бросаются в глаза, и они могут охватывать множество разных видов насекомых. Патология микозов, вызываемых видами *Entomophthora*, в основном сходна с описанной для *Entomophthora tenthredinis* Fresenius на сосновом пилильщике (Klein, 1972; Klein, Coppel, 1973). На искусственных средах культивировать *E. tenthredinis* не удается, но можно проследить за ходом инфекции на живых насекомых-хозяевах. Первым внешним признаком заболевания у личинок пилильщика, соприкасавшихся со свежими конидиями, было появление на кутикуле мелких округлых темно-коричневых пятен. Они появляются в результате меланизации кутикулы хозяина в ответ на проникновение ростковой трубки. При изучении личинок в поле с целью найти признаки проникновения ростковых трубок пятна обнаруживались в количестве от 1 до 120 на одну личинку. Личинка гибнет через 5—7 дней после заражения. Перед гибелью личинки обычно заползают на высшую точку той ветки, на которой они питались. Мертвая личинка всегда обращена к основанию иголки и прикреплена к субстрату клейкой жидкостью, выделившейся изо рта; грудными ногами и последними тремя-четырьмя сегмен-



Рис. 41. Личинка соснового пилильщика *Diprion similis* (Hartig), убитая энтомопатогенным грибом *Entomophthora tenthredinis* (Fresenius) и заросшая его конидиеносцами.

тами брюшка она охватывает иголку. При недостаточной влажности мертвые личинки сморщиваются и затвердевают, но при высокой влажности конидиеносцы прорываются через интегумент через 12 ч после гибели насекомого. Постепенно личинка полностью покрывается переплетенной массой конидиеносцев и конидий (рис. 41). Патогистология в случае заражения *Entomophthora* мало отличается от описанной выше для *B. bassiana,* правда, в первом случае личинки не становятся розовыми.

Как уже сказано, большинство видов *Entomophthora* трудно разводить в массовых количества in vitro. В ранних попытках их культивирования, обзор которых дают Мартиньони (Martignoni, 1964) и Игноффо и Хинк (Ignoffo, Hink, 1971), использовались живые системы. В последние годы исследования *Entomophthora* как агента биологического подавления вредных насекомых были немногочисленными. Пока еще мало данных об их безопасности для человека и других позвоночных, хотя полагают, что большинство видов не способно расти в теплокровных животных. В настоящее время делаются попытки улучшить прорастание покоящихся спор (Roberts, 1973).

3.6.4.3. *Coelomomyces* (Phycomycetes)

В род *Coelomomyces* входят патогенные грибы, ассоциированные с водными насекомыми. В естественных популяциях видов *Anopheles* и солоноватоводного новозеландского комара рода *Opifex* часто отмечается уровень заражения этими грибами свыше 50% (Umphlett, 1969; Laird, 1971; Chapman, Glenn, 1972). Легнер и др. (Legner et al., 1974) сообщают, что в род *Coelomomyces* входит не менее 25 видов, заражающих свыше 63 видов комаров, относящихся к 11 родам, а Чепмен (Chapman, 1974) дает обзор мировых данных по подавлению комаров с помощью *Coelomomyces*.

Первой попыткой ввести этот гриб в практику подавления вредных комаров было исследование на опытной установке, проведенное Лэйрдом на островах Токелау (Laird, 1967). В 1958 г. Лэйрд распространил там *Coelomomyces stegomyiae* Keilin, полученных из зараженных личинок *Aëdes albopictus* Skuse, обитающих в Сингапуре. Для заражения использовался материал из сосудов, в которых содержались тяжело пораженные микозом личинки *A. albopictus*, детрит из дупел деревьев, высушенные тела зараженных личинок комаров и живых зараженных личинок *A. albopictus* со спорангиями *C. stegomyiae*. Местный вид комара на острове Токелау, *Aëdes polynesiensis* Marks, переносчик филяриоза, оказался восприимчивым к *C. stegomyiae*. Этим грибом было заражено около 760 постоянных или временных личиночных местообитаний. Контрольные сборы в конце 1959 г. показали, что *Coelomomyces* акклиматизировался. К 1960 г. было обнаружено, что гриб начал распространяться естественным путем (Laird, 1967), и подсчеты количества укусов за определенное время показали сокращение численности имаго комара. В 1963 г. в 37% собранных проб оказались личинки, зараженные *C. stegomyiae*.

Хотя некоторым исследователям удавалось сохранять в лаборатории зараженные *Coelomomyces* культуры насекомых, для большинства видов данного рода это довольно сложно. Культивирование этих грибов in vitro пока не удается, но Робертс (Roberts, 1973) смог сохранять жизнеспособные гифы in vitro в течение 6 мес. Для усовершенствования методов работы с грибами этого потенциально важного рода требуются еще обширные исследования.

3.6.5. Риккетсии (Microtatobiotes: Rickettsiales)

Риккетсий часто рассматривают в руководствах вместе с вирусами, поскольку они имеют малые размеры (0,2—0,3×0,3—3,0 мкм) и их развитие обязательно проходит внутри клетки; однако по чувствительности к антибиотикам они сходны с бак-

териями. Клетки риккетсий обладают активным метаболизмом, имеют типичную бактериальную клеточную стенку и содержат и РНК, и ДНК в соотношении 3 1. У насекомых риккетсии, видимо, развиваются и размножаются только в цитоплазме клеток, где заполняют вакуолярные области. Но у клещей они могут развиваться и в ядрах клеток. Потенциально полезные риккетсии входят в сем. Rickettsiaceae, а виды, встречающиеся только у членистоногих, отнесены к трибе Wolbachieae. В последнюю входят 4 рода, различаемые в основном по тому, какие органы и ткани хозяина они поражают. Для нас особенно интересны два рода — *Enterella* и еще более важный *Rickettsiella*. Виды рода *Enterella* растут только внутриклеточно в кишечном эпителии хозяина, разрушая его, а виды рода *Rickettsiella* поражают в основном жировое тело и клетки крови, но могут вызывать и общую инфекцию (Krieg, 1963; 1971; Vaughn, 1974).

Виды *Rickettsiella* обнаружены у Coleoptera, Diptera и Orthoptera, обитающих в Европе и США. Датки и Гуден (Dutky, Gooden, 1952) описали *Rickettsiella popilliae* Dutky et Gooden из японского жука *P japonica* на западе США и назвали вызываемое этой риккетсией заболевание «синей болезнью». Для зараженных личинок характерно изменение окраски жирового тела на зеленовато-синюю, обусловленную рассеянием света на мельчайших риккетсиях внутри него. Зараженные клетки хозяина содержат, кроме того, множество двоякопреломляющих кристаллов. По мере развития болезни инфицированные клетки лопаются и их содержимое выходит в гемолимфу, приобретающую беловатый цвет.

Риккетсии обнаружены также в личинках майского хруща *M. melolontha*. *Rickettsiella melolonthae* Wille et Martignoni, видимо, изучена лучше всех риккетсий, так как она встречается у нескольких видов пластинчатоусых жуков. Внешние признаки заболевания появляются через 2—3 мес после перорального заражения *M. melolontha,* и при 20°C через 4—6 мес гибнет около 85% личинок. Личинки, зараженные с помощью инъекции, погибают раньше зараженных перорально, причем молодые личинки более восприимчивы к болезни, чем старшие. По мере развития болезни зараженные личинки становятся несколько вялыми, их рефлексы замедляются. При снижении температуры заболевшие личинки выползают к поверхности почвы, тогда как здоровые в этом случае закапываются глубже (Krieg, 1963, 1971). Распространение риккетсий, видимо, происходит горизонтально при эпизоотиях путем передачи между особями, живущими в популяции, и вертикально — через яйцо потомству от имаго, которые выходят из сильно зараженных, но не обязательно погибающих впоследствии личинок.

При проверке действия некоторых риккетсий, ассоциирован-

ных с насекомыми, на млекопитающих было показано, что эти микроорганизмы могут вызывать их гибель (Heimpel, 1971). Применение культуры тканей позвоночных позволяет культивировать эти риккетсии in vitro. Поэтому в настоящее время их вряд ли можно считать потенциальными агентами биологического подавления вредных насекомых.

3.7. Гармоничное, координированное и случайное биологическое подавление вредителей

До сих пор мы рассматривали в основном такие примеры успешного биологического подавления вредных насекомых, в которых демонстрировалось действие какого-то одного важного полезного биотического агента, либо недавно завезенного и акклиматизированного в данном районе, либо выпускаемого здесь периодически. Чтобы дать читателю представление о некоторых дополнительных аспектах биологического подавления вредных насекомых, мы собрали разнородные более редкие примеры, где видны сложные разнообразные способы, с помощью которых полезные организмы успешно подавляют вредителей. Для удобства мы разделили эти примеры на гармоничное, координированное и случайное биологическое подавление вредных насекомых.

3.7.1. Гармоничное биологическое подавление вредных насекомых

Когда два (или несколько) полезных биотических агента вводятся и акклиматизируются совместно и совместно обеспечивают подавление вредного насекомого, говорят, что они действуют в гармонии друг с другом. При этом возникает своеобразный синергизм, хотя на отдельных стадиях программы может проявляться и некоторая конкуренция. В этом разделе мы рассмотрим только полезные комбинации живых организмов; чтобы показать разнообразие таких комбинаций и обусловленного ими действия, мы выбрали три примера.

3.7.1.1. Diprion (=Gilpinia) hercyniae (Hartig) (Hymenoptera: Diprionidae)

Эпизоотическая вспышка численности елового общественного пилильщика *D. hercyniae* была отмечена лесоводами на полуострове Гаспе в провинции Квебек (Канада) в 1930 г. Продолжительная сильная дефолиация и гибель елей создавали большую угрозу лесному хозяйству восточной Канады. Потери древесины на полуострове Гаспе в период с 1930 по 1945 г. (в 1945 г. вспышка окончилась) составили свыше 40 млн. м^3 плюс добавочные потери из-за замедления роста елей (Reeks, Barter, 1951). Местные полезные организмы не могли остановить рост

численности пилильщика, они обеспечивали только 0,02% смертности насекомых (Reeks, 1938). Балч и Берд (Balch, Bird, 1944) подсчитали, что для сдерживания популяции пилильщика на энзоотическом уровне потребовалась бы смертность 97,8% особей в каждом поколении (Balch, Bird, 1944). Была начата массивная программа ввоза полезных насекомых, и с 1933 по 1951 г. в восточной Канаде было выпущено более 27 чужеземных видов паразитоидов (McGugan, Coppel, 1962). Коконный паразитоид *D. fuscipennis* прочно акклиматизировался в плотных популяциях хозяина и значительно подавлял их (Reeks, 1953). Но холодный климат востока Канады с самого начала ограничил его общую эффективность (McGudan, Coppel, 1962). В Лаборатории паразитологии Канадского доминиона было предпринято массовое разведение паразитоидов, после чего годовой выпуск всех видов возрос с 2,5 млн. особей в 1935 г. до более 18 млн. в 1936 г.

В 1936 г. было сделано наблюдение, благодаря которому изменился весь ход дальнейших событий. Наблюдение заключалось в том, что в лаборатории личинки пилильщика стали погибать от вируса. К 1938 г. болезнь была обнаружена и в полевых условиях, и вскоре стало трудно выращивать здоровых личинок. До появления вируса полезные биологические агенты в полевых условиях вызывали в каждом поколении 85—95%-ную смертность (Bird, Elgee, 1957). Появление вируса сдвинуло равновесие в пользу биотических агентов смертности, и к 1945 г. общественный еловый пилильщик перестал быть экономически важным вредителем. Болезнь была вызвана вирусом ядерного полиэдроза (ВЯП), который размножается только в ядрах пищеварительных клеток эпителия средней кишки личинок пилильщика (Balch, Bird, 1944; Bird, 1949, 1952, 1953; Bird, Whalen, 1954). Происхождение вируса неизвестно, но обычно считают, что он был завезен из Европы вместе с паразитоидами.

Ключевым фактором, обусловливающим поддержание популяций *D. hercyniae* на низком уровне со времени первого резкого уменьшения популяции вредителя, считается гармоничное взаимодействие вируса и двух паразитоидов, *Drino bohemica* Mesnil и *Exenterus vellicatus* Cushman (Neilson, Morris, 1964). Оба паразитоида эффективны при низкой плотности популяции хозяина, а вирус — при высокой. Некоторые из паразитоидов, акклиматизированных в начале программы, теперь, при низких уровнях численности хозяина, видимо, естественным путем заменены другими, более эффективными в этих условиях видами. Берд и Берк (Bird, Burk, 1961) отметили, что вирус сам по себе способен сокращать популяции пилильщика, хотя достигаемая при этом относительно низкая плотность все же в несколько раз выше, чем при совместном действии вируса и паразитоидов.

Три года, начиная с 1960 г., район в провинции Нью-Брансуик, где велось изучение еловой листовертки-почкоеда, опрыскивали ДДТ. Паразитоиды пилильщика и вирус здесь практически исчезли, а популяция пилильщика упала до самого низкого когда-либо отмечавшегося уровня. Но через пять поколений после прекращения химической обработки популяция пилильщика восстановилась до плотности, сравнимой с отмечавшейся в начале вспышки (Neilson et al., 1971). К счастью, к 1966 г. паразитоиды и вирус возобновили свою регуляторную деятельность. Из всего этого ясно, что гармоничное применение вируса и завезенных паразитоидов — идеальная система регуляции плотности популяции вредителя.

3.7.1.2. Coleophora laricella (Hübner) (Lepidoptera: Coleophoridae)

Лиственничная чехлоноска *C. laricella* постепенно распространялась в западном направлении и в 1957 г. стала причинять серьезный ущерб насаждениям американской и западной лиственницы от востока Североамериканского континента до штата Айдахо (Denton, 1965), а вскоре после этого проникла и в штат Орегон. К 1966 г. она достигла провинции Британская Колумбия (Канада) (Webb, Quednau, 1971). Сильные вспышки, происходившие на востоке Северной Америки с 1930-х до начала 1950-х гг. побудили начать программу биологического подавления, в ходе которой из Европы было завезено несколько паразитоидов (разд. 3.1.5.1). *A. pumila* и *C. laricinellae* успешно акклиматизировались во всех районах выпуска (McGugan, Coppel, 1962), и численность чехлоноски снизилась до энзоотической. Вместе с тем, когда в штате Айдахо была выпущена только *A. pumila,* численность популяций чехлоноски не сократилась (Denton, 1965).

Здесь особенно интересны сложные взаимоотношения, существующие между поливольтинным видом *C. laricinellae* и моновольтинным *A. pumila.* Ранние исследования, проведенные в провинции Онтарио (Канада) в 1940 г., показали, что личинки чехлоноски, зараженные *A. pumila,* отставали в своем развитии по крайней мере на две недели. Эта задержка позволяла второму и третьему поколению *C. laricinellae* действовать в качестве мультипаразитоидов на личинках, уже зараженных *A. pumila.* *Chrysocharis* всегда побеждал в конкуренции, ему удавалось весь год поддерживать более высокую численность, используя задержавшихся в развитии хозяев (*Graham,* 1958 а). Кедно (Quednau, 1970), используя метод таблиц выживания, сделал вывод, что, несмотря на внутреннюю конкуренцию, за счет которой гибнет часть популяции *A. pumila,* регуляция популяции хозяина осуще-

ствляется в результате совместного действия паразитоидов. На востоке Канады *Agathis* сам по себе, видимо, не может регулировать численность хозяина, но он способствует *C. laricinellae* в подавлении последним чехлоноски. Внешнее превосходство *A. pumila* при низких плотностях хозяина не позволяет *C. laricinellae* его вытеснить. Кроме того, *A. pumila* распространен шире и более равномерно, что позволяет ему быстрее перемещаться с продвигающимся фронтом распространения хозяина. Даже конкурентные взаимоотношения между двумя паразитоидами не мешают им гармонично действовать вместе, подавляя популяции чехлоноски.

3.7.1.3. Operophtera brumata (L.) (Lepidoptera: Geometridae)

Зимняя пяденица *O. brumata* завезена в Новую Шотландию, по-видимому, около 1930 г., а впервые была замечена здесь в 1949 г. Она поражает фруктовые сады и некоторые породы деревьев, особенно красный дуб. В двух округах Новой Шотландии (Канада) за десятилетний период пяденица ежегодно наносила ущерб, исчисляемый 95 тыс. $м^3$ древесины стоимостью 2 млн. долл. (DeBach, 1974).

В 1954 г. Лаборатория паразитологии Канадского доминиона начала программу интродукции полезных паразитоидов, и в 1954—1958 гг. были выпущены 6 видов (McGugan, Coppel, 1962). Два наиболее многочисленных в европейских сборах вида паразитоида легко акклиматизировались в Канаде. Это была тахинида *Cyzenis albicans* (Fallen) и наездник *Argypon flaveolatum* (Gravely) (Embree, 1966). Два этих вида полностью взаимно совместимы (Mesnil, 1967). *C. albicans* более эффективен при высоких плотностях популяции хозяина, а *A. flaveolatum* действует в качестве регулятора при низких плотностях популяции хозяина (Embree, 1971). Хотя Варли и Градуэлл (Varley, Gradwell, 1968) предсказывали, что начнутся сильные взаимосвязанные колебания численности популяций хозяина и паразитоидов, которые каждые 9—10 лет будут приводить к вспышкам численности зимней пяденицы, пока в Канаде этого не наблюдалось. Кроме паразитоидов, уже в 1961 г. в природных популяциях был отмечен вирус. По-видимому, в двух случаях он послужил важным фактором, способствовавшим прекращению вспышек пяденицы (Embree, 1971). На основании полученных результатов напрашивается вывод о том, что для поддержания популяций зимней пяденицы на низких уровнях достаточно акклиматизации и распространения двух совместимых видов паразитоидов через 6 лет после начального выпуска, а присутствие вируса не обязательно.

3.7.2. Координированное биологическое подавление вредных насекомых

Комбинирование биотических агентов способствует повышению эффективности классического подхода к биологическому подавлению вредных насекомых (разд. 3.7.1.). Можно комбинировать применение различных полезных агентов и природных веществ, например феромонов, гормонов и антифидантов. Полезные агенты используют также в сочетании с другими биологическими методами, например с методами создания устойчивости у хозяина, с изменением условий внешней среды или с автоцидным методом. Такое координированное использование различных подходов относится к сфере биологического подавления вредных насекомых, причем этот тип подавления представляет собой более высокую категорию, чем гармоничное биологическое подавление, но более низкую, чем интегрированное подавление вредителей, как мы его понимаем. Ниже мы приведем несколько примеров, чтобы показать успешное использование координированного подавления на практике, а также потенциальную ценность других его вариантов, изучающихся в настоящее время.

3.7.2.1. Choristoneura fumiferana (Clemens) (Lepidoptera: Tortricidae)

Еловая листовертка-почкоед *C. fumiferana* причиняла большой ущерб деревьям на востоке Канады с 1940 до 1950-х гг. В 1959 г. ее вспышка заглохла, но в середине 1960-х гг. она возобновилась, и это повлекло за собой опрыскивания ДДТ с воздуха (Blais, 1968). В 1968 г. было отмечено увеличение популяции листовертки-почкоеда в провинциях Онтарио и Квебек, и с этого момента началось изучение всех возможных способов подавления вредителя. Из-за неспособности акклиматизированных паразитоидов из Европы и западной Канады, а также местных паразитоидов (Miller, 1963) и вирусов эффективно регулировать популяции хозяина усилия были сконцентрированы на возможности применения в качестве подавляющего агента бактерии *B. thuringiensis* Berliner.

Bacillus thuringiensis испытывалась против листовертки-почкоеда в провинциях Нью-Брансуик (Mott et al., 1961), Квебек (Smirnoff, 1963a, 1965) и Онтарио (Blais, 1973), где было обнаружено некоторое подавление вредителя, но уровень экономического порога вредоносности достигнут не был. В последующих исследованиях было показано, что и в лаборатории, и в поле эффективна комбинация *B. thuringiensis* с ферментом хитиназой (Smirnoff, 1971; Smirnoff et al., 1973a, b). Хитиназу легко получать из желудочного сока кур на бойне. Она увеличивает эффективность *B. thuringiensis,* гидролизуя защитную хитиновую вы-

стилку кишечника насекомого, в результате чего облегчается проникновение бактерии в гемолимфу листовертки-почкоеда (Smirnoff, 1974). После попадания бактерии в гемолимфу начинается септицемия, ведущая к гибели насекомого. Обработка более 4000 га хвойного леса, зараженного листоверткой-почкоедом, бактерией в комбинации с хитиназой, приведшая к прекрасным результатам, на практике демонстрирует плодотворность этого нового подхода.

3.7.2.2. Anthonomus grandis Boheman (Coleoptera: Curculionidae)

Хлопковый долгоносик *A. grandis* остается главной угрозой для производства хлопка на юге США. Он попал в США из мексиканских популяций около 1800 г. и с тех пор распространился почти во всех районах, где выращивается хлопчатник. Почти треть химических инсектицидов, используемых на сельскохозяйственных культурах в США, идет на борьбу с хлопковым долгоносиком (Cross, 1973). Появившаяся устойчивость к инсектицидам, уничтожение ими полезных видов и сильное загрязнение среды побудили взяться за изучение других возможных методов подавления вредителя хлопчатника.

Интересную замену химическим инсектицидам нашел Мак-Лафлин (McLaughlin, 1966, 1967), который использовал в качестве подавляющего агента патогенное простейшее в сочетании со стимулятором питания. Стимулятор привлекал долгоносиков, они поглощали простейших и распространяли их в популяции. В приманку, состоящую из натуральных масел и частей растения хлопчатника, добавляли грегарин *M. grandis* McLaughlin. Кроме того, в приманку входила красная краска, которая метила жуков, поглотивших простейших, и позволяла оценить эффективность приманки (Daum et al., 1967). Позднее эту программу расширили, включив в нее другое простейшее — микроспоридию *Glugea gasti* McLaughlin (McLaughlin et al., 1968, 1969).

Благодаря успешному полевому заражению популяции долгоносика простейшими, содержавшимися в приманке со стимулятором питания, ранней весной вредитель был подавлен. Поэтому химическая обработка понадобилась только в конце сезона (McLaughlin, 1973). Регулярно достигалась экстенсивность заражения 50—70%. При введении лишь одних споровиков подавить популяцию хлопкового долгоносика до уровня ниже экономического порога вредоносности не удавалось, но координированное использование приманки с простейшими и стимулятором питания, по-видимому, сможет обеспечить полное подавление.

3.7.2.3. *Возможные методы координированного биологического подавления вредных насекомых*

При успешном использовании против яблонной плодожорки автоцидных методов с выпуском стерильных особей (Proverbs et al., 1966, 1969; Butt, 1967) в биоценоз яблоневого сада был введен важный фактор, который усиливает действие выпускаемых паразитоидов *Trichogramma*. Этот фактор — добавочные стерильные яйца, служащие дополнительными хозяевами для паразитоидов. При используемых сейчас в программах подавления масштабах выпуска стерильных бабочек дополнительное количество пищи (стерильных яиц) оценивается в 5—10 млн. яиц на 1 га в сезон (Nagy, 1973). В результате увеличившееся на 2,5—5 млн. на 1 га количество потомства трихограмм в принципе образует дополнительную систему подавления плодожорки. Кроме того, трихограммы, присутствуя в больших количествах, могут нападать и на других важных садовых вредителей сем. Tortricidae.

Кровососущая муха осенняя жигалка *Stomoxys calcitrans* (L.) часто наносит серьезный вред животноводству. Использование двух аналогов ювенильного гормона в комбинации с выпуском перепончатокрылого паразитоида *Muscidifurax raptor* Girault et Saunders оказалось в этом случае подходящим методом подавления (Wright, Spates, 1972). В обработанных аналогом ювенильного гормона куколках мухи паразитоиды развиваются нормально, без ущерба для своей репродуктивной способности. Оба упомянутых выше приема совместимы, причем благодаря синергизму они создают высокое давление на популяции жигалки, тем более что срок развития мухи достаточно длителен, чтобы *M. raptor* успевал завершить свое развитие.

Дынная муха *Dacus cucurbitae* Coquillett тоже вероятный кандидат при координированном биологическом подавлении. Чемберс и др. (Chambers et al., 1972) предложили использовать для подавления этой мухи выпуск стерильных самцов в комбинации с уничтожением нормальных самцов. Они обнаружили, что самцы дынной мухи, подвергавшиеся действию кьюлура, полового аттрактанта самок, на протяжении 4—5 дней после выхода из куколок, реагировали на полевые ловушки с этим веществом в 3—10 раз слабее, так как они уже привыкли к аттрактанту. Поэтому было предложено координировать выпуск стерильных и подвергнутых действию кьюлура самцов с размещением приманок с аттрактантом и патогенным микроорганизмом. Возможно, такая координация позволит организовать самую эффективную программу подавления: приманки будут в основном привлекать и заражать диких самцов, а выпущенные стерильные самцы будут избавлены от конкуренции с дикими за самок и не будут реагировать на ловушки.

Основываясь на том же принципе, Беркхолдер и Боуш (Burkholder, Boush, 1974) предложили использовать половые феромоны насекомых — вредителей запасов в приманке, содержащей патогенный микроорганизм. Они рассчитывают на то, что самцы будут привлекаться приманкой с феромоном, захватывать патоген (в данном случае — простейших), прилипающий к поверхности тела, и позже передавать его самкам, с которыми они будут спариваться, а также в среду, где они живут и питаются.

3.7.3. Случайное биологическое подавление вредных насекомых

Случайное биологическое подавление вредных насекомых лучше всего определить как подавление популяции вредителя, происходящее благодаря случайному перемещению чужеземных полезных организмов в новые районы и на новых для них вредителей (или просто на новых вредителей). Сюда относится и обратный случай — успешное приспособление местных естественных врагов к завезенным вредителям. Эти удачные случайности не подготавливаются человеком специально, однако человек может иметь к ним непрямое отношение, случайно обеспечивая перенос полезных организмов или удачный переход специально завезенного полезного организма с предназначавшегося ему хозяина на другого, незапланированного. По-видимому, в полевых условиях подавление этого типа встречается довольно часто, но в силу своего случайного характера далеко не всегда замечается и регистрируется специалистами. Ниже мы приводим три примера, дающие представление о случайном подавлении вредителей.

3.7.3.1. Coleophora malivorella Riley (Lepidoptera: Coleophoridae)

В 1943 г. с целью подавления лиственничной чехлоноски из Европы в провинцию Квебек (Канада) был завезен паразитоид *C. laricinellae* (Graham, 1944). Мы уже обсуждали его вклад в подавление этого вредителя (разд. 3.1.5.1, 3.7.1.2). В начале 1960-х гг. обнаружилось, что *C. laricinellae* стал одним из двух ключевых факторов уменьшения численности популяций яблонной чехлоноски *C. malivorella,* сократив ее в яблоневых садах Квебека с эпизоотических уровней (в 1959—1960 гг). до уровня энзоотии в 1962 г. Ле Ру и др. (LeRoux et al., 1963) сообщают, что смертность летних гусениц чехлоноски, вызываемая *C. laricinellae,* составляла в среднем 29%, а смертность зимующих гусениц за счет деятельности и *C. laricinellae,* и насекомоядных птиц была 2—99%. Таким образом, через 18 лет после успешной акклиматизации *C. laricinellae* в лесах для подавления листвен-

ничной чехлоноски этот паразитоид случайно распространился на яблоневые сады юго-запада Квебека, где столь же эффективно стал подавлять яблонную чехлоноску.

3.7.3.2. Aonidiella aurantii (Maskell) (Homoptera: Diaspididae)

Перепончатокрылый паразитоид *A. lingnanensis* Compere был случайно завезен с Востока в Мексику, возможно, с галеонами из Манилы. Из Мексики он стал распространяться в более северные районы и дошел до южного Техаса. Во всех этих районах его много лет не замечали, хотя он, видимо, эффективно подавлял красную померанцевую щитовку *A. aurantii* там, где оба вида сосуществуют. В 1948 г. *A. lingnanensis* специально завезли в Калифорнию из Южного Китая. Если бы было известно о его распространении в Америке, его можно было бы с меньшими трудностями и расходами собрать всего в 480 км от районов выращивания цитрусовых в Сан-Диего. Уже после интродукции из Китая было показано, что этот паразитоид распространен повсюду в Мексике и Техасе (DeBach, 1974).

3.7.3.3. Diprion similis (Hartig) (Hymenoptera: Diprionidae)

Двумя наиболее многочисленными видами комплекса паразитоидов, выращенного из зараженных личинок пилильщика *D. similis* в Висконсине, были личиночный паразитоид *E. amictorius* и коконный паразитоид *Monodontomerus dentipex* (Coppel et al., 1974). Сейчас *E. amictorius* ответствен за 45—60% смертности коконов первого поколения пилильщика и за 10—42% — второго поколения. *M. dentipes* заражает менее 5% пилильщиков первого поколения и 18—53% второго. Очевидно, два вида взаимно совместимы и дополняют друг друга; конкурентного вытеснения у них возникать не должно.

Наездник *E. amictorius,* видимо, случайно попал в штат Висконсин с юго-запада провинции Онтарио, где его ранее выпустили для подавления различных пилильщиков (McGugan, Coppel, 1962). Хотя *D. similis* в широких масштабах выращивался в лаборатории с 1957 г., паразитоид впервые был отмечен в Висконсине только в 1961 г. и до того никак себя не проявлял (Mertins, Coppel, 1968). *M. dentipes,* тоже имеющий европейское происхождение, по-видимому, попал в Северную Америку случайно вместе со случайно завезенным своим обычным хозяином *D. similis* и распространяется вместе с ним во все новые области (Hartley, 1923).

Глава 4 УПРАВЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ СРЕДЫ В ЦЕЛЯХ ПОДАВЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Современная концепция биологического подавления вредных насекомых охватывает не только классические методы биологической борьбы, описанные в предыдущих главах. В нее входит также множество старых и самых новых методов, в основе которых лежит управление биологическими факторами среды вредителя. Продуманным вмешательством мы можем изменить в свою пользу некоторые характеристики вредного вида (т. е. внутреннюю среду) или некоторые не зависящие от плотности факторы внешней среды. Для удобства можно разделить используемые методы на две группы: методы, в которых воздействуют на других членов экосистемы, и методы, в которых воздействуют непосредственно на самого вредителя. В первую группу входят такие старые, испытанные временем методы, как селекция хозяев на устойчивость к вредителю (разд. 4.1) и различные агротехнические мероприятия (разд. 4.2). Они составляют систему модификаций не зависящих от плотности формирующих факторов среды, осуществляемых с целью уменьшить численность популяции вредителя в этой среде. Во вторую группу входят некоторые более новые методики, основанные на изменении характеристик вида-вредителя — например, на изменении его генотипа или продуктивной способности (разд. 4,3.) или на ингибировании нормальных поведенческих функций и онтогенетических процессов (разд. 4.4).

4.1. Устойчивость хозяина к вредным насекомым

Как уже упоминалось в разд. 2.1, вполне возможно, что обнаружение и сохранение человеком устойчивых к вредным насекомым линий полезных растений является самой древней формой биологического подавления вредителей. На протяжении всей истории сельского хозяйства шло улучшение полезных растений и домашних животных по многим признакам, в том числе по устойчивости к вредным насекомым. Но первое упоминание об этом в литературе относится только к концу XVIII в. — оно касается устойчивости некоторых сортов пшеницы к гессенской мухе *Mayetiola destructor* (Say) (Painter, 1951). Кроме того, Линдли (Lindley, 1831) в Англии отметил устойчивость яблонь некоторых сортов к кровяной яблонной тле *Eriosoma lanigerum* (Hausman),

а в 1880-х гг. удалось спасти от уничтожения виноградники Франции благодаря ввезенным из США устойчивым к филлоксере подвоям (Howard, 1930; Ordish, 1972). В последнее время в литературе появились новые обзоры по устойчивости к вредителям злаков (Gallun et al., 1975), деревьев (Hanover, 1975) и различных сельскохозяйственных культур (Maxwell et al., 1972). По эффективности метод использования устойчивости хозяев в защите растений не имеет конкурентов. Он обеспечивает «защиту и гарантию против ущерба, причиняемого насекомыми, без дополнительных затрат материалов или труда и избавляет от опасных последствий применения химикатов (Painter, 1968). Его называют идеальным методом сдерживания насекомых (Packard, Martin, 1952; Luginbill, 1969).

4.1.1. Механизмы устойчивости

Термин «устойчивость» можно интерпретировать по-разному, и многие авторы пытались дать его определение и проанализировать разные его аспекты. Одним из первых был Мамфорд (Mumford, 1931). Хотя он смог выделить и обсудить наиболее важные характеристики явления устойчивости, его разделение этого явления на эпифилаксию (связанную с внешними факторами) и эндофилаксию (связанную с внутренними биохимическими факторами) почти не встретило одобрения. Позже Снеллинг (Snelling, 1941) определил устойчивость как свойство, позволяющее растению избегать или переносить нападения насекомых либо залечивать последствия их деятельности в таких условиях, при которых другие растения того же вида понесли бы больший ущерб. Он показал сложность вопроса, перечислив 15 категорий, которые, по его мнению, можно выделить в широкой концепции устойчивости в том виде, как она представлена в литературе. Чесноков (1962) подчеркнул важность специфических свойств хозяина, благодаря которым устраняется или уменьшается вред, приносимый ему насекомыми, или благодаря которым он становится толерантным к вредителю. Он противопоставил им свойства других форм той же культуры, для которых в тех же условиях характерен серьезный ущерб и снижение урожая. Чесноков выделил два основных типа устойчивости: иммунность, или сравнительно малую подверженность вида или разновидности вредителю, и устойчивость к повреждениям, вызывающим уменьшение урожая (т. е. толерантность). Однако в связи с тем, что основной упор он делает на признаки, приобретаемые под влиянием условий среды, его идеи не получили широкого распространения.

Наиболее известны и широко приняты представления об устойчивости растений, выработанные Пайнтером (Painter, 1936,

1951, 1966), который подчеркивает, что всякая устойчивость может быть лишь относительной и что она представляет собой результат взаимодействия между насекомым и растением. Он считает, что практически устойчивость — это способность какой-то разновидности дать больший урожай хорошего качества по сравнению с обычными разновидностями при том же уровне плотности популяции насекомого. Степень устойчивости конкретных хозяев по отношению к конкретным вредителям варьирует от иммунности (насекомое ни при каких условиях не потребляет растение и не может причинить ему вред) до высокой восприимчивости (насекомое может причинить растению вред тяжелее среднего). Анализ причин устойчивости, проведенный Пайнтером, был основан на практических наблюдениях в поле. Он выделяет три основных механизма устойчивости: непредпочтение, антибиоз и толерантность. Суитмен (Sweetman, 1958) дает такую же в принципе классификацию механизмов устойчивости, но называет их физическими, химическими и физиологическими. Непредпочтение обеспечивается таким признаком (или признаками) растения, который вредно действует на поведенческую реакцию насекомого по отношению к растению при поисках места для откладки яиц, пищи или укрытия. При антибиозе хозяин вредно влияет на рост и выживаемость вредителя, нарушая или прерывая его нормальную жизнь часто, но не всегда химическими средствами. При толерантности растение поддерживает такую же популяцию насекомого, которая живет на менее устойчивых разновидностях, но при этом сохраняется нормальная мощность, рост, размножение и урожайность за счет быстрого залечивания или преодоления причиняемого ущерба. Механизмы устойчивости тесно взаимосвязаны, и часто между ними трудно провести четкую границу (Beck, 1965). Хотя устойчивость хозяина может быть основана на любом из них, обычно она возникает в результате какой-либо комбинации всех трех. Например, Хорбер (Horber, 1965, 1972) обнаружил, что в корнях нескольких линий люцерны с полей, сильно зараженных личинками хруща *Melolontha vulgaris* F, действуют все три механизма. Опушенность овощных растений долго считалась главной причиной их устойчивости к цикадкам (Hollowell et al., 1927), но иногда она обеспечивает устойчивость лишь частично (Jewett, 1932; Johnson, Hollowell, 1935).

Недавно Бек дал новое определение устойчивости, исключающее из рассмотрения толерантность (Beck, 1965, 1974): устойчивость растения — это комплекс наследуемых признаков, благодаря которым вид, раса, клон или особь растения могут уменьшить вероятность успешного использования этого растения в качестве хозяина видом, расой, биотипом или особью насекомого. Хотя толерантность — важная агрономическая характеристика,

Бек считает, что в узком смысле термина это биологическое явление сильно отличается от двух других механизмов устойчивости.

Существует еще одна группа явлений, имеющих некоторое отношение к устойчивости, она называется псевдоустойчивостью (Painter, 1951). Этот термин применяется к кажущейся устойчивости, появляющейся временно у потенциально чувствительных хозяев. Такое ускользание из-под действия вредителя может иметь место, если самая чувствительная стадия хозяина очень кратковременна или в период ее существования численность популяции вредителя минимальна. Например, если крупные популяции вредителей накапливаются только в конце сезона, можно избежать серьезного ущерба, посеяв чувствительные сорта достаточно рано. Вызванная устойчивость — временное явление, возникающее в результате благоприятного изменения какого-то фактора во внутренней или внешней среде растения — например, степени его репродуктивной способности или количества доступной воды. Иногда в результате редкого стечения обстоятельств встречается маловероятный случай, называемый избавлением, для которого характерно отсутствие повреждений у чувствительного хозяина или его заражения в сильно зараженной популяции.

4.1.2. Факторы, влияющие на устойчивость

Настоящая устойчивость хозяина в отличие от псевдоустойчивости — результат унаследованных особенностей, а не воздействия экологических факторов. Настоящая устойчивость наиболее желательна, ее чаще изучают, так как теоретически она проявляется везде, где соответствующее насекомое является потенциальным вредителем. Но даже наследственные признаки выражаются по-разному в зависимости от конкретных условий среды, поэтому различные факторы среды (одни — затрагивающие хозяина, другие — насекомое) должны в той или иной мере влиять и на устойчивость. Во вводном курсе генетики изучают в основном примеры наследования простых признаков, мало зависящих от внешней среды. Но селекционеры знают, что во многих случаях они имеют дело не со специфическим признаком, а с тенденцией организма реагировать на определенные условия среды определенным образом. Применив это представление в отношении устойчивости к насекомым, мы поймем, что при изменении условий среды взаимоотношения хозяин — вредитель могут измениться, а могут и остаться прежними.

4.1.2.1. Внешние факторы, влияющие на устойчивость растения

На степень устойчивости сильно влияют почвенные и климатические факторы (Painter, 1951; National Academy of Science, 1969a). Высокая влажность облегчает восприятие запаха, что, возможно, влияет на реакцию «предпочтение — непредпочтение» насекомого в отношении привлекающих или отталкивающих испарений хозяина. Лук, выращенный на почве, богатой органическим веществом, пахнет вдвое сильнее выращенного на песке (Yarnell, 1942). Таким образом, если данное насекомое привлекается (или отталкивается) запахом лука, степень заражения растений косвенно может зависеть уже от такого фактора, как тип почвы. Уровень влажности почвы, возможно, влияет на устойчивость растений к насекомым через водный баланс и осмотическое давление (Withycombe, 1926). Такие влияния особенно явны в случае сосущих насекомых; эту ситуацию можно считать примером вызванной устойчивости, хотя здесь проявляются и различия между сортами (Painter, 1951). Многие исследователи отмечают связь между плодородием почвы и степенью повреждения растений насекомыми (см. обзор Painter, 1951). В некоторых случаях увеличение плодородия ведет к увеличению устойчивости к нападениям насекомых (Keen, 1936; Чесноков, 1962; Leuck, 1972; Goyer, Benjamin, 1972; Smirnoff, Valéro, 1975), но в других случаях эффект бывает совершенно противоположным (Huber et al., 1928; Shaw, Little, 1972). Пока напрашиваются только два вывода: 1) ни при каких условиях почвенного плодородия устойчивое растение не может сделаться чувствительным, а чувствительное — высокоустойчивым (National Academy of Sciences, 1969a); 2) в каждом конкретном случае взаимодействие насекомого с растением представляет собой самостоятельную проблему, требующую отдельного анализа (Painter, 1951). Существуют данные и по влиянию на устойчивость растений температуры (Dahms, Painter, 1940; Albrecht, Chamberlain, 1941). Как следует из этих данных, при более высоких температурах устойчивые к тлям сорта люцерны лучше сопротивляются повреждениям, чем при более низких. Возможно, это связано с повышением скорости роста. Подобные явления отмечены и в случае обыкновенной злаковой тли *Schizaphis graminum* (Rondani) на устойчивом к ней сорго (Wood, Starks, 1972). Но на устойчивость пшеницы к тлям высокая температура может влиять противоположным образом (National Academy of Sciences, 1969a).

Устойчивость, проявляемая хозяином, зависит также от некоторых биологических факторов. Большое значение имеет возраст хозяина (de Wilde et al., 1969). Например, вкус какого-то сорта кукурузы может быть отталкивающим для кузнечиков, но

уже один пробный укус может погубить растение на стадии ростка, тогда как более взрослое растение от него практически не пострадает. Два вида пилильщика *Neodiprion*, в норме ассоциированные с банксовой сосной *Pinus banksiana* Lambert, не могут потреблять хвою текущего года (Benjamin, All, 1973). Харви и Хакеротт (Harvey, Hackerott, 1974), работая с разными сортами сорго, показали, что наибольшего урожая можно ожидать от проростков с высокой степенью устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Насекомые часто являются переносчиками болезней растений (Carter, 1973), и инфекция, не вызывающая гибели растения, может сделать его более привлекательным для насекомых (Baker, 1960; Whitten, Swingle, 1958; Fleming, 1972) или же ослабить его химическую устойчивость или толерантность к нападениям насекомых. К другим биологическим факторам, влияющим на устойчивость растений, относится устойчивость сортов, отобранных по наследуемому признаку раннего созревания, и гибридная мощность (Painter, 1951). Устойчивость зависит также от того, присутствуют ли другие особи рядом с хозяином. Так, у малой коровьей жигалки *Haematobia irritans* (L.) и осенней жигалки S. calcitrans (L.) показаны значительные различия в предпочтении домашнего скота темной или светлой масти (National Academy of Sciences, 1969a). Если темных и светлых коров пасут вместе, то мухи проявляют сравнительное непредпочтение к светлым особям, но если их пасут отдельно, то светлые сильно страдают от нападений мух.

4.1.2.2. Факторы, влияющие на реакции насекомого-вредителя

На первом месте среди факторов, обусловливающих разную реакцию насекомых-вредителей на их резистентных хозяев, стоит возникновение биотипов. Для наших целей можно определить биотипы как биологические линии видов-вредителей, морфологически обычно неразличимые, но дающие разные физиологические реакции на генетически стабильную разновидность хозяина. Уже давно отмечено появление рас патогенов, способных поражать устойчивые к болезням сорта сельскохозяйственных культур. Недавний пример — уничтожение урожая кукурузы в США в начале 1970-х гг. грибом *Helminthosporium maydis* Nisikado et Miyake, вызывающим южный гельминтоспориоз. Среди насекомых-вредителей это явление меньше распространено, чем среди патогенов, но некоторые примеры известны (Singh, Painter, 1965; Briggs, 1965; Hatchett, Gallun, 1970; Nielson et al. 1970; Wood, 1971). Биотипы отмечены у кукурузного мотылька на кукурузе (Chiang et al., 1968) и шведской мухи *Oscinella frit* (L.) на пшенице (Чесноков, 1962). Видимо, у насекомых существуют

два основных класса биотипов. Реже встречается класс, представленный гороховой тлей *Acyrthosiphon pisum* (Harris), биотипы которой преодолевают устойчивость гороха просто благодаря своим более крупным размерам (Harrington, 1945). Другой класс представлен пятнистой тлей люцерны Therioaphis maculata (Buckton), на примере которой хорошо иллюстрируется так называемая «теория замка и ключа» (Painter, 1951) или «отношение ген на ген» (Flor, 1956). Например, каждый из шести известных биотипов *T maculata* отличается по своей вирулентности к линиям сорта люцерны Хейден (Nielson, Don, 1974). Какая-то линия может быть чувствительной к биотипу А, но устойчивой к биотипу Н и другим, так как только биотип А имеет ген, позволяющий ему преодолевать ген устойчивости растения. Подобным же образом другая линия может быть чувствительной к биотипу Н и устойчивой к А и другим и т. д. Другие примеры появления таких биотипов дает гессенская муха на пшенице (Hatchett, Gallun, 1970) и тля *Amphorophora rubi* (Kaltenbach) на малине (Briggs, 1965). Открытие существования биотипов подчеркивает важность для решения проблемы противодействия генов комбинации нескольких генетических факторов устойчивости в каждом сорте. Это противодействие возникает в результате отбора, подобно тому как возникает устойчивость к инсектицидам (Painter, 1951).

К другим важным факторам, влияющим на реакцию вредителя на резистентного хозяина, относятся стадия развития вредителя, размер его популяции и различия между поколениями. У некоторых видов насекомых питаются только неполовозрелые стадии, а взрослые не причиняют хозяевам непосредственного вреда. У других на хозяине питаются нимфа или личинка, а имаго использует совершенно иной источник пищи. Некоторые насекомые причиняют ущерб на всех стадиях развития. В более ранних возрастах личинки обычно гораздо меньше вредят, чем в более поздних. На все больший ущерб, причиняемый взрослеющей популяцией вредителя, часто накладывается дополнительный вред за счет того, что за сезон вредитель, дающий несколько поколений, интенсивно размножается и появляются более крупные популяции. Особенно это заметно в отношении толерантности. Многие сорта хозяина могут переносить небольшие количества мелких насекомых-вредителей, но лишь самые толерантные способны без значительного снижения урожайности обеспечивать существование больших популяций крупных насекомых. Иногда в проявлении устойчивости у хозяина играет роль количество поколений вредителя (Guthrie et al., 1970). Инбредные линии кукурузы, устойчивые к личинкам первого поколения кукурузного мотылька, не обязательно устойчивы к личинкам второго поколения, и наоборот. Причина этого заключается частично в

разном пищевом поведении: личинки первого поколения нападают на мутовки, содержащие химическое отпугивающее вещество, а личинки второго поколения питаются на обвертке.

Наконец, здесь стоит еще раз подчеркнуть важность правильной идентификации и детального знания насекомого-вредителя. При неверной идентификации многие наблюдения над устойчивостью растений к насекомым утрачивают свое значение (Painter, 1951). Смеси разных видов насекомых нельзя изучать как единое целое, пока не доказано, что они причиняют одинаковые повреждения, предпочитают одни и те же разновидности кормового растения и одинаково реагируют на эти разновидности. Вывод о том, что данный сорт устойчив к трипсам или точильщикам, имеет мало смысла, если при этом не указано, к каким конкретным видам. Например, сорт малины Герберт устойчив к тле *A. rubi*, но не к тле *Aphis rubicola* (Oestlant) (Winter, 1929). Как и всегда при биологическом подавлении вредителей, здесь важно *знать свое насекомое.*

4.1.2.3. Факторы, влияющие на постоянство устойчивости

Рассмотрим кратко постоянство генетической устойчивости хозяев к вредителям. Хотя факторы, обсуждавшиеся в двух предыдущих разделах, могут временно нарушать проявление устойчивости, тем не менее совершенно очевидно, что устойчивость определяется генетически и передается из поколения в поколение. Вместе с тем в генотипе вредителя или хозяина возможны изменения, в результате которых существующее положение нарушается. Вопрос состоит в том, способен ли селекционер растений (или животных) все время достаточно опережать природу? Можно ли постоянно находить в генотипе хозяина подходящие устойчивые варианты, чтобы нейтрализовать новые мутации, изменяющие вирулентность вредителя. Если у устойчивой разновидности произойдет мутация, делающая ее чувствительной, удастся ли эту мутацию вовремя, до того как она широко распространится, распознать и элиминировать? Сейчас такие вопросы в основном имеют лишь теоретический интерес, но селекционеры должны о них постоянно помнить. Давление отбора со стороны устойчивых форм на виды вредителей, обладающие биотипами, должно способствовать процветанию вирулентного биотипа, который в конце концов полностью вытесняет другие биотипы. Пока, впрочем, из-за этого не возникало больших затруднений в полевых условиях. Можно также представить, что вредитель постепенно привыкает использовать непредпочитаемого хозяина (Painter, 1951). Когда непредпочтение связано с отталкивающим запахом или наличием антифидантов, вредитель может привыкнуть к запаху

(Cushing, 1941), если в противном случае ему грозит гибель от голода, а непредпочитаемое растение имеется повсюду. Следует учесть, что некоторые насекомые предпочитают откладывать яйца на те же растения, которые они используют на неполовозрелых стадиях (Hovanitz, 1969), и поэтому у вредителя может возникнуть способность использовать ранее устойчивые растения. Эта идея привела к обсуждению большого и сложного вопроса выбора хозяина и специфичности к нему, который разбирают Френкель (Fraenkel, 1969), Детир (Dethier, 1970) и Бек (Beck, 1974), но он слишком обширен для рассмотрения в этой книге.

4.1.3. Принципы и методы использования устойчивости растений

Для успешного выведения и использования устойчивых форм в сельском хозяйстве прежде всего необходимо сотрудничество между хотя бы одним опытным селекционером и одним опытным энтомологом. Работая со своим кругом проблем, каждый из них должен стараться ознакомиться с проблемами своего коллеги. Такой междисциплинарный подход обеспечивает наилучшее познание вредителя, хозяина и взаимоотношений между ними. В каждой программе выведения, направленной на улучшение качества или продуктивности культурных растений или домашних животных, и при интродукции известных сортов или пород в новые для них географические области следует стремиться к повышению устойчивости к насекомым (National Academy of Sciences, 1969a). В старой энтомологической литературе, за небольшими исключениями, уделялось довольно мало внимания значению устойчивости растений к вредителям, хотя история борьбы с виноградной филлоксерой не менее увлекательна, чем кампания против австралийского желобчатого червеца.

Селекционер и энтомолог, подробно ознакомившись с методами, которые использует каждый из них в своей области, должны детально изучить конкретного хозяина, вредителя и их взаимоотношения. При изучении растений обычно засевают имеющимися сортами в разные сроки ряд делянок, чтобы исследовать биологию и поведение вредителей и определить свойства сортов, особенно тех, которые имеют крайние сроки созревания. Проведя такие исследования селекционер и энтомолог способны отделить псевдоустойчивость и другие экологические явления от генетической устойчивости у сортов хозяина. Обычно сначала опыты проводят на делянках в поле с зараженными в природе вредителями, однако затем большую часть их предпочитают проводить в оранжерее или лаборатории, где можно управлять и условиями среды, и уровнями заражения, что позволяет сравнивать последовательные серийные эксперименты. Заключительные опыты луч-

ше проводить опять на делянках, чтобы подтвердить результаты, полученные в лаборатории.

Другая проблема, сразу же возникающая в программе исследований, как найти наследуемые факторы устойчивости. Вероятность их локализации в общем пропорциональна числу исследованных особей и форм; пока во всех случаях, когда был предпринят достаточно детальный поиск, генетическая устойчивость была обнаружена (Painter, 1966). Получение устойчивых к членистоногим пород животных развивается медленнее, чем выведение устойчивых растений, по нескольким причинам (National Academy of Sciences, 1969a). Это связано с тем, что для животных характерны гораздо более высокая стоимость работ (ср., например, стоимость разведения свиней и кукурузы), большее время генерации с меньшим количеством потомства в поколении, трудность получения большого числа пород для селекции. С растительным материалом, напротив, работать легче. Выбирая сорта из разных источников, прежде всего следует изучить местные и адаптированные к местным условиям сорта, так как заранее ясно, что они обладают многими желательными качествами (за исключением искомой устойчивости). Следует также изучить другие сорта, используемые как источники устойчивости к болезням или иных полезных признаков, которые желательно ввести в новый сорт. Хотя трудно найти факторы устойчивости в адаптированных к местным условиям сортах, выращиваемых здесь за другие свои полезные свойства, все же такие удачные случаи бывали (National Academy of Sciences, 1969a). Найти факторы устойчивости можно у отдельных растений или линий, отличающихся меньшими повреждениями, большей урожайностью или присутствием на них меньшего числа вредителей по сравнению с соседними особями или линиями того же вида. Если у местных сортов не удалось найти такой генетический потенциал, исследователи должны расширить поле своих поисков (Sullivan et al., 1974) вплоть до центра происхождения вредителя и культуры (или только культуры) или до района, где отмечается наибольшая морфологическая изменчивость растения. Длительность ассоциации насекомого и растения в месте происхождения и эволюция обеспечивают естественный отбор на устойчивость. Вместе с тем растения из районов, где в популяции отмечено большое морфологическое разнообразие, могут обладать также потенциалом различных физиологических особенностей, полезных для селекции на устойчивость. В некоторых редких случаях источниками генов устойчивости могут быть растения, филогенетически близкие к интересующему нас хозяину. Зародышевую плазму редких сортов можно получить от коллег, работающих с ними, или из специальных хранилищ при организациях (Gallun et al., 1975), например при Министерстве сельского хозяйства США или

при Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO). Наконец, полезные мутации иногда удается вызвать с помощью радиации или других средств (Micke et al., 1973).

После выявления в начальных экспериментах подходящего потенциала устойчивости необходимо получить доказательства того, что ответственные за эту устойчивость факторы наследуются. Надо помнить, что наша цель — не полная иммунность, а некоторая степень устойчивости. Поэтому лучше сравнивать сорта при таких уровнях заражения вредителем, при которых выявляются наибольшие различия в степени повреждения. Уровень заражения должен быть не таким низким, чтобы многие растения просто случайно избегали заражения, но и не таким высоким, чтобы при этом маскировался какой-либо компонент устойчивости, особенно толерантность. Наличие генетически обусловленной устойчивости доказывается результатами опытов по скрещиванию с последующим изучением потомства предполагаемого устойчивого хозяина. При таком изучении потомства часто требуется для получения нескольких поколений проводить самоопыление, а затем между отобранными устойчивыми линиями — перекрестное опыление. Исследуемые сорта постоянно сравниваются со стандартом — либо с сортом, известным своей чувствительностью, либо с исходным устойчивым родительским растением, причем это делается всегда в одних и тех же условиях среды и при одних условиях заражения. Дополнительным доказательством существования наследуемых факторов устойчивости служит сохранение устойчивости при разных условиях среды. Если имеется много сортов, разумно учитывать возможность обнаружения устойчивости сразу к нескольким видам вредных насекомых, хотя основное внимание должно уделяться одному виду.

С практической точки зрения детальное понимание действительных основ устойчивости хозяев к насекомым не является необходимым условием успешной селекционной работы. Исследования этого вопроса отстают от практического использования метода (Painter, 1966). Но такая информация имеет большой теоретический интерес и может значительно повлиять на дальнейшее развитие подавления вредных насекомых (Beck, 1965, 1974). Для выяснения основ устойчивости сейчас обычно проводится полный генетический, биологический и экологический анализ компонентов системы, после чего полезными могут оказаться и биохимические исследования. Хотя среди разных видов растений найдены некоторые биохимические отличия, обеспечивающие устойчивость растения и выбор хозяина насекомым (Beck, 1965; Hsiao, 1969), примеры подобных отличий между сортами редки (Beck, 1960; DaCosta, Jones, 1971). В общем, в настоящее время самым экономичным, быстрым и эффективным способом обнаружения

устойчивости остается практическое испытание сортов-кандидатов против потенциального насекомого-вредителя. Никакие химические анализы не могут с ним сравниться (Agarwal, 1969).

Но выявление химических основ устойчивости и выбора хозяина насекомым важно для практики в другом отношении. Природные химические соединения хозяина, ответственные за предпочтение или непредпочтение и действующие как репелленты или антифиданты, широко используются для изменения поведения вредного насекомого (Gilbert et al., 1967; McMillian et al., 1969; Munakata, 1970; Benjamin, All, 1973). Не исключено, что синтетические аналоги этих соединений окажутся даже более активными. Соединения, ответственные за антибиоз, служат основой для разработки новых, более специфичных инсектицидов (National Academy of Sciences, 1969b; Klun, 1974; Shaver, 1974). Наконец, знание химических основ устойчивости и разработка химического анализа для ее выявления оказались бы очень полезными для работы с животными и с древесными многолетними растениями, у которых созревание каждого поколения занимает несколько лет и скрининг которых методом биопроб менее практичен. Фитопатологи достигли значительных успехов в этом направлении; сейчас, например, можно быстро проверить отдельные растения сахарного тростника на устойчивость к глазковой пятнистости, просто опрыскав испытываемые растения токсином, выделенным из спор вызывающего эту болезнь гриба (Strobel, 1975).

Если, по счастью, удалось найти факторы устойчивости у адаптированного к местным условиям сорта, то селекция или скрещивание с целью получения нового сорта для немедленного его испытания и распространения значительно облегчаются. Но если гены устойчивости найдены в неадаптированном к местным условиям сорте, то их придется ввести в генотип подходящего сорта с помощью скрещивания и затем отобрать устойчивые сорта в последующих поколениях. Лучшими источниками устойчивости для дальнейшей работы по выведению являются растения, имеющие не один, а несколько компонентов устойчивости или устойчивость которых обусловлена несколькими генами. Если возможно, факторы устойчивости из разных источников следует вводить в новый сорт одновременно, так как, хотя в программе выведения легче иметь дело с одним геном, благодаря множественности генов устойчивости значительно уменьшается вероятность того, что в результате естественного отбора появится биотип насекомого, способный преодолеть устойчивость растения. Наконец, новый сорт должен как минимум не уступать по всем агрономическим характеристикам сортам, широко распространенным в данной местности, иначе, несмотря на более высокую устойчивость, он вряд ли будет выбран местными фермерами для разведения.

4.1.4. Примеры устойчивости хозяев

Чтобы продемонстрировать важность и эффективность подавления вредных насекомых с помощью устойчивых сортов, мы решили кратко обсудить здесь три классических случая: виноградная филлоксера на винограде, цикадка на хлопчатнике и гессенская муха на пшенице. В этих примерах устойчивость хозяина играла главную роль в подавлении вредителя, но известно также много случаев, когда устойчивость была лишь одним, хотя и существенным, компонентом интегрированной борьбы с вредителем (Maxwell, 1972).

4.1.4.1. Устойчивость винограда к виноградной филлоксере

Из всех примеров подавления вредителей путем использования устойчивых хозяев история вторжения и истребления виноградной филлоксеры *Phylloxera vitifoliae* (Fitch) во Франции — самая замечательная. Ее можно сравнить со случаем подавления австралийского желобчатого червеца на цитрусовых — одним из краеугольных камней современной прикладной энтомологии. Как пишет Ордиш (Ordish, 1972), этот «триумф... спас для мира вино». Интересно отметить, что в истории с филлоксерой ведущую роль играл выдающийся американский энтомолог Ч. Райли.

Виноградная филлоксера — это тля, которая происходит из восточных областей Северной Америки. Круг ее хозяев ограничен сем. Vitaceae. Она обладает очень сложным жизненным циклом, который коротко и упрощенно можно описать так: на местном американском винограде жизнь тли проходит в галлах, образуемых и на надземных, и на подземных частях растений, причем тля размножается и половым путем, и партеногенетически. На европейском винограде *Vitis vinifera* L. жизненный цикл тли почти полностью проходит под землей, и имеет место только партеногенетическое размножение. Особенно важно, что американские виды винограда различаются по своей восприимчивости к филлоксере. Наиболее устойчивы те, на которых листовые галлы могут существовать долго, а образование корневых галлов довольно быстро прекращается. В то время как на американских лозах корневые галлы и разрастания просто останавливают рост и увеличение диаметра корня, у *V. vinifera* при длительном заражении корень погибает. После гибели корня тля покидает высыхающий источник пищи и через имеющиеся в почве трещины и щели выходит на поверхность. Здесь она разыскивает другую лозу и, найдя ее, спускается к корням и снова начинает питаться. Так увеличиваются площади, на которых видны следы опустошения.

Присутствие *P vitifoliae* на *V vinifera* впервые было обнаружено в одной английской теплице в 1863 г. По-видимому, филлоксера была завезена с декоративным ползучим растением *Ampelopsis,* доставленным из Америки (Ordish. 1972). Примерно в то же время насекомое появилось и во Франции, но обычно считают, что оно было замечено там в 1867 г. (Howard, 1930; Ordish, 1972). В 1868 г. проблема приобрела такую остроту, что во Франции была создана комиссия для ее изучения. Один из членов комиссии, Ж. Планшон, открыл насекомое, вызывающее появление признаков болезни. Не зная о его идентичности с уже известной американской филлоксерой, он назвал это насекомое *Rhizaphis vastatrix,* что в переводе с латыни означает «корневая тля опустошающая» — название, очень подходящее для европейской формы. Вскоре после этого было показано, что на самом деле насекомое относится к роду *Phylloxera,* и к 1869 г. Планшон, Ж. Лихтенштейн и Ч. Райли выяснили, что европейское насекомое идентично американскому. Хотя *P. vitifoliae* надо считать правильным научным названием, название *P. vastatrix* так широко использовалось в литературе, что оно тоже вполне приемлемо.

Затем встал вопрос об изучении жизненного цикла и биологии вредителя, а также об обнаружении у него слабых мест для борьбы с ним. Эту работу выполнили в основном Синьоре, Лихтенштейн, Корню и Бальбиани во Франции, Уэствуд в Англии и Райли в США. Планшон и Райли обменялись визитами с целью изучения жизни насекомого в обеих странах. Французское правительство назначило премию в 20 000 франков (позже она была увеличена на 300 000 франков) за излечение болезни, вызываемой филлоксерой. Это вызвало лавину абсурдных предложений из всех слоев общества. Чтобы рассортировать эти предложения, потребовалось много исследований и споров. Когда все они оказались бесполезными, стало ясно, что большой труд был затрачен напрасно, особенно если учесть простоту найденного в конце концов решения.

Решение состояло в том, что нужно привить европейские лозы вида *V vinifera* на устойчивые американские подвои. Еще в 1524 г. испанским колонистам в Новой Испании (Мексике) советовали ускорить создание виноградников, прививая привезенные из Испании черенки на уже имеющиеся местные растения (Ordish, 1972). К сожалению, поскольку в Мексике не было филлоксеры, тот факт, что корни являются устойчивыми к ней, остался неизвестным. Так же пропала втуне и ранняя запись американского ботаника Бакли, хранившаяся в одном гербарии в Филадельфии, о том, что привозной (европейский) виноград процветает в Америке, только если его привить к сильному местному стволу (Ordish, 1972). В 1840-х гг. во Францию были завезены и акклиматизированы здесь в поисках сорта, устойчивого к

милдью, американские лозы, а вскоре после нашествия филлоксеры виноградари заметили, что эти лозы остаются вполне жизнеспособными. Когда филлоксера стала приносить серьезный ущерб, появились предложения выращивать только американские виды винограда, но они давали вино низкого качества. Из этих соображений сама собой возникла идея прививать местные высококачественные сорта на устойчивые подвои.

Было много споров о том, кому принадлежит честь разработки этой идеи и обещанная премия (Howard, 1930; Ordish, 1972). Лео Лалиман из Бордо первым привлек внимание к устойчивости американских лоз против бича французских виноградников, и позже он заявлял свои права на премию. Но практическое решение — прививку — первым предложил в 1869 г. Гастон Базиль, а к 1871 г. ему удалось реализовать свою идею. Примерно в то же время Планшон и Лихтенштейн добились такого же успеха, а в следующем году Райли отправил из Америки во Францию партию специально отобранных лоз. Постепенно старые умирающие корни европейских лоз были заменены устойчивыми американскими, и французское виноделие стало восстанавливаться. Другие страны, пострадавшие от вредителя, пошли по тому же пути. Требование Лалимана выдать ему премию в 320 000 франков было отвергнуто под предлогом, что он нашел не способ лечения, а способ профилактики. Премию следовало выдать ему или поделить ее между ним и Базилем, но она так и осталась неприсужденной, видимо, из-за нежелания правительства расстаться с деньгами (Ordish, 1972).

Действительную ценность вклада тех, кто участвовал в борьбе с филлоксерой, лучше всего передать следующими словами Говарда (Howard, 1930): «Тревогу, вызванную во Франции филлоксерой, трудно преувеличить. Деятельность этого вредителя имела множество губительных последствий. В 1884 г. были полностью уничтожены виноградники на площади 1 200 000 га, а денежный ущерб составлял примерно 7 200 000 000 франков. Следует также учесть расходы на ставший необходимым импорт вина и сушеного винограда для изготовления вина, которые равнялись 2 800 000 000 франков. Общие потери к 1884 г. составили 10 млрд. франков (2 млрд. долл.)».

Решение этой проблемы еще раз подчеркивает важность подробного знания жизненного цикла, биологии и экологии насекомого-вредителя.

4.1.4.2. Устойчивость хлопчатника к цикадкам (Jassidae)

Цикадка *Empoasca fascialis* Jacobi раньше была одним из самых серьезных вредителей хлопчатника в Африке (Smith, 1964).

В сем. Cicadellidae, и особенно в род *Empoasca,* входит много важных вредителей хлопчатника, распространенных в разных странах мира (Husain, Lal, 1940). Эти насекомые относятся к широким полифагам. Благодаря в высшей степени успешным изысканиям Парнелла и его сотрудников в Южной Африке, ущерб, причиняемый этими вредителями хлопчатнику, был значительно ограничен путем использования устойчивых сортов с сильной опушенностью.

Хлопковая цикадка *E. fascialis* — мелкое ярко-зеленое сосущее насекомое, которое наносит повреждение в виде листового ожога, начинающегося с пожелтения краев листа. Затем эти края становятся красноватыми и краснота быстро распространяется на ткани между главными жилками. При сильном поражении листья постепенно высыхают, от краев к центру листа распространяется коричневая окраска, и они могут опадать. Молодые листья приобретают курчавость и коричневую окраску. Особенно большой вред насекомое причиняло в дождливый сезон на равнинных саваннах Трансвааля и Зулуленда, где выращивается хлопок; оно вредило также в Северной и Центральной Африке и в Индии (Evans, 1952; Smith, 1964). В Южной Африке использование инсектицидов против цикадки было нерентабельным из-за ее большого репродуктивного потенциала на множестве разных культурных и диких растений. Первая большая вспышка *E. fascialis* в Южной Африке в 1922—1923 гг. вызвала в последующие несколько лет снижение урожая хлопка не менее чем на 25% (Worrall, 1923, 1925). В это время была впервые отмечена устойчивость некоторых сортов хлопка к вредителю (Worrall, 1923). Некоторые сорта повреждались быстро и сильно, но американские сорта *Gossypium hirsutum* L. типа Упланд повреждались меньше, хотя в этом отношении значительно отличались даже отдельные растения одного сорта. Устойчивые растения всегда были более опушенными, чем чувствительные. Одна форма, полученная из камбоджийского сорта *G. hirsutum* из Индии, оказалась очень сильно опушенной и практически иммунной к повреждению цикадкой (Worral, 1925; Parnell, 1927).

Программа по выведению хлопчатника, устойчивого к цикадке, началась в 1925 г. Парнелл (Parnell, 1925) отметил, что «все устойчивые растения заметно опушены, хотя не все опушенные растения высокоустойчивы». Для размножения было выбрано одно растение, обозначенное U.4. Оно стало основой всех устойчивых к цикадке сортов, выращиваемых в Южной Африке с 1929 г. К 1930 г. на юге Родезии популяции цикадки заметно сократились, возможно в результате распространения устойчивого хлопчатника (Peat, 1930). Селекция единственного устойчивого растения позволила с прибылью выращивать хлопчатник в районах, ранее считавшихся непригодными из-за причиняющих

большой ущерб популяций цикадки. Прямые потомки отобранного устойчивого растения U.4 не совсем удовлетворяли хлопководов в других отношениях, но благодаря селекции внутри линии и программе гибридизации сорт значительно улучшился (Parnell, 1935; Parnell et al., 1949).

В Пакистане и Индии наибольшее значение имеет вид *Empoasca devastans* Distant (Husain, Lal, 1940). В некоторых частях Индии не выживало ни одно растение, не обладающее устойчивостью к *E. devastans* (Sohi, 1964). Повреждения этим вредителем примерно аналогичны повреждениям, наносимым *E. fascialis*. Уже в 1913 г. было замечено, что опушенные растения хлопчатника Дхарвар-Америкен были устойчивы к цикадке (повреждения, вызываемые ею, считались болезнью); среди них была отобрана линия, названная Гадаг I, которая поддерживалась в течение многих лет. Настоящая причина «красной болезни листьев» была обнаружена в начале 1930-х гг., а к 1937 г. в Индии уже развертывалась координированная правительственная программа по выведению хлопчатника, устойчивого против цикадки. Местные сорта Дези *(Gossypium arboreum L.)* были высокоустойчивыми к вредителю, но многие сорта Упланд оказались чувствительными (Sohi, 1964). Некоторые завезенные из Южной Африки растения U.4 стали в Пенджабе и Мадрасе чувствительными, несмотря на обильное опушение (Husain, Lal, 1940). Во всяком случае, большинство опушенных сортов были устойчивыми, но некоторые оказались чувствительными; в то же время среди устойчивых сортов были обнаружены растения с редким опушением.

В Квинсленде вред хлопчатнику наносит другой вид цикадки, *Empoasca terra-reginae* Paoli (Sloan, 1938). Выведение устойчивого сорта здесь началось примерно в 1937 г. с изучения различных сортов, в том числе U.4 из Южной Африки и Фергюсон из Тринидада. Их скрестили с адаптированными к местным условиям более чувствительными к цикадкам сортами (например, Миллер), и в результате были получены пригодные для хлопководства высококачественные устойчивые формы (Marriott, 1943). В данном случае также было отмечено, что устойчивые растения обычно сильно опушены, хотя бывают и исключения.

Подобные же наблюдения и программы выведения были предприняты и в других странах (Painter, 1951). В Судане выведение устойчивых к цикадкам сортов хлопчатника с опушенными листьями было менее успешным из-за трудностей в комбинировании наследственных факторов высокой урожайности и высокого качества с фактором опушенности, а также из-за того, что опушенные сорта сильно повреждаются белокрылками. Здесь в основном наносит вред другой вид цикадок из сем. Jassidae, *Empoasca libyca* (de Bergevin et Zanon), но на юге Судана есть

и *E. fascialis,* не причиняющий большого ущерба выращиваемым здесь опушенным африканским сортам типа Упланд (Schmutterer, 1969).

Во всем мире наблюдения и практический опыт подтвердили, что устойчивость хлопчатника к цикадкам обычно связана с плотным опушением, особенно на листьях. В Южной Африке была доказана прямая связь между опушением и устойчивостью к *E. fascialis* (Parnell et al., 1949). Существенны и плотность, и длина волосков, но второй признак, видимо, важнее первого. Вероятно, устойчивость связана с реакцией непредпочтения к опушенным листьям у имаго цикадок, хотя у устойчивых растений наблюдается также и толерантность (Parnell, 1927; Sloan, 1938; Afzal et al., 1943). В Квинсленде тоже обнаружена связь между опушенностью и устойчивостью к *E. terra-reginae,* но она не так четко выражена, как в Южной Африке (May, 1951). Тем не менее эта связь сыграла свою роль при выведении устойчивых форм. Устойчивость растений к *E. devastans* в Индии, по-видимому, отличается от устойчивости хлопчатника к цикадкам в Южной Африке, поскольку U.4 и некоторые другие опушенные сорта оказываются здесь чувствительными, а некоторые более оголенные сорта проявляют устойчивость. В этом случае важным признаком является прочность листовых жилок устойчивых сортов (Lal, Husain, 1945; Afzal, Ghani, 1948), но эта особенность также тесно связана с опушенностью. Независимо от того, обусловлена ли меньшая повреждаемость цикадками опушенных сортов хлопчатника тем, что волоски механически препятствуют их питанию, или же каким-то другим фактором, ясно, что гены устойчивости обычно сцеплены с генами опушенности и что этот признак можно использовать при выведении устойчивых штаммов, пока не будет выявлена действительная основа устойчивости.

4.1.4.3. Устойчивость пшеницы к гессенской мухе

Пшеница — основной хлебный злак мира, она выращивается на больших площадях в Северной Америке, Европе, Азии, Аргентине и Австралии (Painter, 1951). Гессенская муха *Mayetiola destructor* (напоминающее комара насекомое) раньше была главным вредителем пшеницы и в меньшей степени ячменя и ржи в северном полушарии. Сейчас нет такой крупной области выращивания пшеницы, где нельзя было бы использовать хотя бы один районированный здесь сорт, устойчивый к гессенской мухе (Painter, 1966), и поэтому потерь благополучно избегают.

Ущерб, причиняемый гессенской мухой чувствительным сортам, возникает из-за способа питания личинок и принимает не-

сколько форм. Личинки нападают на соломину (стебель) пшеницы и выделяют вещество, которое останавливает рост клеток, находящихся непосредственно под местом нападения личинки. Окружающие это место клетки продолжают расти и обрастают насекомое, образуя углубление, в котором личинка питается и развивается. Наконец, она образует пупарий, похожий на льняное семя, из которого затем выходит взрослая муха. Обычно в год бывает 2—5 поколений. В результате повреждения стебля растение может либо погибнуть, либо стать очень ослабленным. Пораженные мухой ослабленные растения легче гибнут зимой и дают плохой урожай, так как количество и размер дозревающих колосьев уменьшаются. Самый заметный вред проявляется в полегании растений незадолго до жатвы, когда стебли ломаются в точке, ослабленной нападением личинки.

Первое сообщение о пшенице, устойчивой к гессенской мухе, появилось в анонимной статье по сельскому хозяйству в 1785 г. (Painter, 1951). В конце XVIII в. было найдено около 10 сортов, обладающих устойчивостью к этой мухе, но первые обширные исследования были предприняты только в 1880-х — 1890-х гг. в Калифорнии (Woodworth, 1891). К этому времени гессенская муха губила урожаи пшеницы от Северной Америки до Европы и России (Чеснова, 1962). Было испытано свыше 100 источников семян со всего мира и найдены 22 умеренно устойчивые, устойчивые или иммунные формы. Устойчивые сорта, как правило, созревали раньше чувствительных.

В 1920-х и 30-х гг. в Калифорнии (Packard, 1928) и Канзасе (McColloch, Salmon, 1923; Painter et al., 1931), а также в СССР (Чесноков, 1939) были предприняты крупные программы скрининга и выведения. В результате этих экспериментов появился ряд новых сортов пшеницы, высокоустойчивых к гессенской мухе, которые поступили к фермерам в начале 1940-х гг. Такие сорта, как Позо 42 и Биг Клаб 43, оказались столь удачными и до такой степени вытеснили чувствительные сорта в Калифорнии, что стали возникать затруднения в сборе достаточного количества гессенских мух для изучения их развития по сезонам. В штатах Канзас и Небраска широко использовался сорт Поуни, и к 1948 г. заражение мухой во многих округах перестало причинять беспокойство. В настоящее время исследования с целью получения еще более совершенных сортов продолжаются. Согласно Пайнтеру (Painter, 1966), на устойчивость уже проверено от 6 до 9 тыс. сортов пшеницы и идентифицировано не менее 6 генов устойчивости. Сегодня существует 29 сортов, устойчивых к гессенской мухе (Gallun, Reitz, 1971). Поскольку постепенно изменяются возбудители различных болезней растений, меняются требования к мукомольным качествам зерна и хлебопекарным качествам муки и появляются новые сорта с лучшими свойства-

ми, старые устойчивые к мухе сорта заменяются новыми, улучшенными и по устойчивости и по другим свойствам.

Как уже упоминалось (4.1.2.2), гессенская муха образует биотипы, что первым заметил Пайнтер (Painter, 1930). Генетика биотипов этого насекомого известна теперь почти так же хорошо, как генетика биотипов растения-хозяина (Hatchett, Gallun, 1970). Существуют 8 рас, определяющихся разными комбинациями трех пар аллелей, и поэтому предполагают (Gallun, 1974), что можно было бы полностью уничтожить или обезвредить гессенскую муху в районах, равных по площади целому государству, если бы в соответствии со строгими правительственными решениями там сеяли бы определенные сорта пшеницы.

Действительная основа устойчивости пшеницы к мухе еще не вполне ясна, но Пайнтер (Painter, 1951) предполагает, что ее обеспечивают все три механизма — непредпочтение, антибиоз и толерантность. Так или иначе, конечная цель — получение устойчивых сортов — была успешно достигнута и без знания основ устойчивости, и даже до того, как была получена генетическая информация.

4.1.5. Ценность и ограниченность фактора устойчивости в подавлении вредных насекомых

Мы уже касались некоторых положительных сторон и ограничений использования устойчивости хозяина для подавления вредителей, но было бы полезно подвести им итог, предварительно обсудив некоторые дополнительные сведения.

Выведение устойчивых хозяев — длительный процесс, требующий немедленных капиталовложений для получения выгоды в будущем. Здесь нельзя допускать близорукость и произвол. Для поисков и использования факторов устойчивости иногда требуются довольно большие сроки: на выведение сорта пшеницы уходит 15—20 лет или более (National Academy of Sciences, 1969a). Время, необходимое для выведения нового сорта, часто сравнивают с длительностью разработки нового синтетического инсектицида, и до сих пор такое сравнение было не в пользу биологического метода. Но сейчас, когда охране окружающей среды уделяется очень много внимания, для того чтобы получить разрешение на использование новых соединений в качестве инсектицидов, требуется собрать о них обширную информацию. На это уходит масса времени, и поэтому значение фактора устойчивости возрастает. Уместно провести еще одно сравнение с инсектицидами (Painter, 1966). Устойчивый сорт оказывает на популяцию вредителя кумулятивное, избирательное и постоянное действие. Инсектициды, напротив, действуют внезапно, часто опасны своей

неизбирательностью и действие их постепенно ослабевает, так что требуется повторная обработка. Некоторые устойчивые сорта могут быть использованы сразу после выведения, и на это уходит столько же времени, сколько на определение нужной дозы нового инсектицида. Длительность действия устойчивого сорта такова, что фермеры обычно забывают о вредном насекомом и о методах борьбы с ним, пока не переключатся на чувствительный сорт и не вспомнят о вредителе поневоле.

Наличие биотипов вредителя или их появление в результате естественного отбора может свести на нет работу по выведению устойчивого сорта хозяина. Примеры образования биотипов у насекомых в ответ на устойчивость хозяина хорошо известны — фитопатологи, а также токсикологи, изучающие устойчивые к инсектицидам линии вредителей, порой сталкиваются с гораздо более серьезными и всеобъемлющими проблемами. Антибиоз или непредпочтение могут оказывать сильное давление отбора на популяции вредителя, увеличивая возможность возникновения биотипов. Поэтому возникает вопрос о постоянстве устойчивости растений к вредителю. Искусственно ускоренный процесс эволюции при выведении устойчивых сортов является, по сути, насильственной попыткой вывести популяцию защищаемого растения из состава хозяев вредного насекомого, изменив существующие характеристики растения (Beck, 1974). В этом случае весьма вероятна постепенная реадаптация, если только не принимаются специальные меры для ее предупреждения. Одна из таких мер — введение в новый сорт признаков устойчивости из разных источников, желательно детерминированных разными генами (Pathak, 1970; Dahms, 1972). Или же можно создать генетическое разнообразие одной культуры в обширном районе, используя несколько устойчивых сортов. При этом уменьшается вероятность того, что какой-нибудь мутант вида-вредителя, способный преодолевать устойчивость одного сорта, сможет распространить свой вирулентный ген на всю популяцию.

Надо подчеркнуть оборонительную природу толерантности (Horber, 1974). В то время как непредпочтение или антибиоз новые биотипы преодолевают с помощью механизма агрессивности, механизм, который позволял бы им преодолевать толерантность, еще не найден. Высокотолерантные сорта чрезвычайно ценны, особенно среди лесных деревьев или кормовых культур; полезна даже небольшая степень толерантности, благодаря которой растения могут «оттянуть время», пока в результате роста популяций естественного врага или других естественных процессов не уменьшится численность вредителя (Wyatt, 1970; Starks et al., 1972). В самом деле, нет необходимости в том, чтобы какой-либо механизм устойчивости по эффективности приближался к 100% — пожалуй, это даже нежелательно, так как при этом

в популяции вредителя быстро и эффективно идет отбор вирулентных биотипов. Низкая степень устойчивости может оказаться вполне достаточной. Главный устойчивый к гессенской мухе сорт пшеницы в 50-х гг. в Канзасе, Поуни, был устойчивым в лучшем случае на 50%, и все же популяции вредителя были там почти уничтожены (Painter, 1966), что лишний раз демонстрирует кумулятивный и длительно сохраняющийся эффект устойчивости хозяина.

Другое потенциальное ограничение использования устойчивых сортов — несовместимость других желательных агрономических свойств с факторами устойчивости. Например, обладают ли устойчивые к насекомым бобовые той же питательной ценностью, что и корма, полученные из обычных сортов бобовых? Если домашние животные или человек потребляют те же части устойчивого растения, что и возможный вредитель, не приносит ли это им какого-либо вреда? Особенно подозрительны в этом отношении и нуждаются в детальном изучении химические соединения, которые, как полагают, ответственны за антибиоз и непредпочтение. Правда, пока не было отмечено, чтобы устойчивый к вредителю хозяин оказался бы вредным для здоровья человека или домашних животных (Painter, 1951). Насекомые филогенетически очень далеки от теплокровных животных, и их реакции на устойчивые растения, видимо, также сильно отличаются. Не исключено, что факторы устойчивости локализованы в тех тканях или частях растения, которые не используются человеком, или же они активны только в течение какого-то короткого периода в жизни хозяина, задолго до сбора урожая и использования (Horber, 1974). Несколько исследований устойчивых сортов люцерны показали, что в питательной ценности для скота они не уступают чувствительным сортам (Barnes et al., 1970; Kindler et al., 1971), а часто и превосходят их, так как в устойчивых сортах сохраняются белок и витамины, которыми обычно питаются насекомые (Sorensen et al., 1969). Опушенность хлопчатника, связанная с устойчивостью против цикадок, может затруднять очистку хлопка, так как кусочки листьев попадают в волокно; кроме того, хорошо известно, что опушенные листья больше страдают от хлопковой тли *Aphis gossypii* Glover (May, 1951) и хлопковой белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (*Schmutterer,* 1969). Что касается несовместимости американских устойчивых к филлоксере сортов винограда с сортами, пригодными для изготовления вина, то она была преодолена с помощью прививок (Ordish, 1972).

В том случае, когда у нового устойчивого сорта нет явных преимуществ в других отношениях по сравнению со старыми чувствительными сортами, камнем преткновения иногда оказывается скептическое отношение к нему фермеров. Поэтому целесообраз-

но всегда включать работу по выведению устойчивого сорта к какому-либо вредителю (или, лучше, к нескольким) в программу, направленную на улучшение урожайности или других характеристик культурных растений или домашних животных (см. Pathak, 1969, 1970).

Устойчивые сорта особенно ценны в случае малоурожайных культур или в ситуациях, когда урожайность сильно колеблется из-за капризов погоды или других случайных факторов (National Academy of Sciences, 1969a). Они ценны также в развивающихся странах или в странах, где индивидуальные поля малы, а инсектициды слишком дороги и недоступны или нет навыков их использования. Устойчивый к насекомым сорт одной культуры может помочь другой культуре, на которую в том же районе нападает тот же вредитель. Например, на юге США использование сорта кукурузы, устойчивого к кукурузной совке *Heliothis zea*, уменьшило вред, приносимый этим же насекомым хлопчатнику (оно известно также как коробочный червь), поскольку общая численность популяции вредителя сократилась (National Academy of Sciences, 1969 a).

В заключение кратко проанализируем рентабельность применения устойчивых хозяев в борьбе с вредными насекомыми. Читатель уже имеет некоторое представление о финансовой стороне дела на примере убытков от филлоксеры, понесенных Францией в 1880-х гг. (более 2 млрд. долл.), когда их рост был остановлен введением устойчивых подвоев винограда. В последнее время идея использовать все потенциальные возможности метода, основанного на устойчивости хозяев, нашла всеобщее признание. Хэнсон (Hanson, 1961) подсчитал, что средства, вложенные в поиск сортов люцерны, устойчивых к пятнистой люцерновой тле, окупились в соотношении 100 : 1. Рост интереса к методу, основанному на устойчивости растений к вредителям, отразился в увеличении между 1963 и 1969 гг. персонала Отдела исследования растений Министерства сельского хозяйства США на 50% (Sprague, Dahms, 1972). По сравнительно недавней оценке (Council on Environmental Quality, 1972), средства, затраченные учреждениями федерального правительства США и отдельными штатами, а также частными компаниями на получение сортов, устойчивых к гессенской мухе, американскому хлебному пилильщику, кукурузному мотыльку и пятнистой люцерновой тле, в сумме составляют около 9,3 млн. долл. В результате фермеры экономят на уменьшении потерь 308 млн. долл. ежегодно. Это значит, что за десять лет эти работы приносят около 3 млрд. долл. чистой прибыли, т. е. каждый затраченный на исследования доллар в результате уменьшения потерь приносит около 300 долл. Приведем конкретный пример. Использование пшеницы, устойчивой к гессенской мухе, только в Канзасе сберегает ежегодно

не менее 136 100 т зерна (Painter, 1966). За 20 лет (с 1950 по 1970 г.) каждый доллар, вложенный Министерством сельского хозяйства США в получение сортов кукурузы, устойчивых к совке *H. zea* (Boddie), вернул за счет увеличения урожаев 20 долл. (McMillian, Wiseman, 1972).

4.2. Изменение факторов среды и агротехника

Разнообразные и широко используемые методы изменения среды и агротехнические методы (Isely, 1941) играют большую роль в биологическом подавлении вредных насекомых. Для всех этих методов характерен общий принцип — целенаправленное изменение среды насекомого-вредителя, с тем чтобы сделать ее либо менее приемлемой для этого вредителя, либо более благоприятной для его естественных врагов. Цель, которая обычно ставится, — доведение численности популяций вредителя до уровня ниже экономического порога вредоносности или по крайней мере уменьшение скорости его размножения и причиняемого им ущерба. Многие или даже большинство из наших вредных насекомых стали вредителями из-за какого-то изменения, внесенного в их среду человеком (например, из-за длительного выращивания монокультуры) и позволившего им стать крайне многочисленными и вредными. Но, как сказал Тотхилл (Tothill, 1958), «мы уже изменили однажды окружающую среду, в нашей власти изменить ее снова...». Для удовлетворительного поддержания численности популяций вредителя на низком уровне одних агротехнических приемов, как правило, бывает недостаточно, но они служат очень важными вспомогательными средствами в рамках интегрированного подавления вредителей (Strayer, 1972).

Прежде чем изменять условия среды и использовать агротехнические методы, необходимо в деталях выяснить жизненные циклы, биологию и экологию вредителя и его естественных врагов. Надо точно найти самые уязвимые места жизненного цикла вредного насекомого и воздействовать именно на них. Или же можно разработать методы компенсирования слабых мест в жизненном цикле полезных организмов, имеющихся в среде вредителя. Для этого обычно применяются операции, уже используемые в агротехнике данной культуры, но в них вносятся технические изменения или меняются их сроки. Как правило, их цель — предотвращать возникновение каких-либо трудностей в дальнейшем, а не избавляться от уже возникших. Поэтому иногда оценить эффективность принятых мер далеко не просто. Изменения в характере землепользования, сроках сева и посадки, методах вспашки или в водорегуляции должны быть солидно обоснованы в агрономическом и других отношениях, иначе вряд ли они будут восприняты фермерами. Эффективность многих аг-

ротехнических и экологических мер часто зависит от того, применяют ли их в достаточно большом географическом районе, поэтому следует стремиться к координации между отдельными хозяйствами. Если рекомендуемые агротехнические меры, направленные на подавление вредных насекомых, противоречат испытанной и разумной агротехнической практике, то следует внимательно взвесить потенциальные преимущества и недостатки предлагаемых изменений и вынести решение в зависимости от того, какая комбинация их даст наибольшую выгоду. Стоит внимательно учесть и тот факт, что изменение условий среды, вредное для одного вида-вредителя, может оказаться благоприятным для другого. Возможно, самое большое преимущество любых агротехнических мероприятий заключается в их низкой стоимости. Как правило, для них не требуется или почти не требуется дополнительных расходов средств или энергии, так как они являются просто модификациями ранее существовавших методов.

4.2.1. Неблагоприятные для вредителя изменения условий среды

4.2.1.1. Использование земельных угодий

Видимо, первое экологическое решение, которое отразится на всех дальнейших взаимоотношениях с насекомыми, — это выбор места для выращивания сельскохозяйственных культур, леса и животных или для поселения людей. Например, в последнем случае здравый смысл диктует людям выбирать для поселений такие районы, где риск подвергнуться нападениям кровососущих мух и комаров невелик. Крестьянин, как правило, не поставит коровник или загон для скота рядом с домом, иначе в доме будет много мух. Точно так же и туристы не разобьют свою палатку слишком близко к болоту или реке, чтобы избежать нападений комаров, слепней и мошек. Однако нередко бывает, что населенные пункты основывают в болотистых местах, не подумав заранее о возможных последствиях, и слишком поздно обнаруживается, что для нормальной жизни людей здесь необходимо вывести комаров либо с помощью неоднократной обработки химическими инсектицидами, либо с помощью дорогостоящих осушительных мероприятий. Можно привести много подобных примеров и из области лесоводства. Здоровые, мощные деревья обычно гораздо менее подвержены нападениям насекомых, а для того чтобы они были такими, требуются определенные климатические и почвенные условия (Graham, Knight, 1965). При выборе подходящего места для выращивания определенного вида деревьев с минимальным риском полезно знать факторы, влияющие на их рост, и использовать эти факторы на практике. Так, белая акация меньше страдает от дровосека белой акации *Megacyllene robiniae* (Forster) на хорошем участке, чем на таком, где рост деревьев

замедлен (Wollerman, 1962). В районе североамериканских Великих озер корневой сосновый долгоносик *Hylobius radicis* Buchanan серьезно повреждает банксову и обыкновенную сосну в основном на песчаных сухих участках. При размещении этих видов на других участках ущерб, причиняемый насекомыми, становится значительно меньше (Wilson, Schmiege, 1965). Наконец, из опыта калифорнийских виноградарей известно, что виноградники, разбитые в долине Напа, имеют больше шансов избежать вреда от виноградной цикадки *Erythroneura elegantula* Osborn, чем виноградники в других местах. Это связано с обилием дикой ежевики в долине. На ежевике живут цикадки, не имеющие хозяйственного значения, но служащие хозяевами для зимовки важного паразитоида *E. elegantula,* откуда паразитоиды весной переходят на виноградную цикадку (Doutt, Nakata, 1965).

В некоторых случаях для уменьшения ущерба от насекомых можно попытаться различным образом размещать растения (President's Science Advisory Committee, 1965; National Academy of Sciences, 1969a). Взаимное расположение растений может влиять на относительную скорость роста культуры и ассоциированной с ней популяции вредителя или на поведение вредного насекомого при поисках им мест для питания и откладки яиц. Тесное размещение растений иногда способствует эпизоотиям в популяции вредителя или повышению эффективности хищников и паразитоидов. В некоторых случаях редкое размещение культур или домашнего скота затрудняет вредным насекомым поиск и полное использование имеющихся хозяев. Вред, причиняемый соснам зимующим побеговьюном *R. bouliana* (Schiffermüller), был значительно уменьшен в сомкнутых насаждениях. Поэтому для уменьшения влияния *R. bouliana* важно размещать сосны так, чтобы способствовать скорейшему смыканию их крон (Graham, Knight, 1965).

Способ использования земли, известный как севооборот, видимо, одна из самых древних и распространенных форм агротехнического подавления насекомых. Этот способ основан на простой идее — нарушить непрерывность в поступлении пищи у насекомого-вредителя. Эта цель обычно достигается регулярной ежегодной сменой культур на каждом поле. Севооборот наиболее эффективен против заболеваний растений, нематод и насекомых с ограниченным кругом хозяев и ограниченной способностью к расселению. Например, на юге США долгоносики *Graphognathus* предпочитают бобовые культуры; при питании на бобовых плодовитость их самок гораздо больше, чем при питании на злаках. Эти жуки не летают, поэтому, когда на участке, где их популяция разрослась на арахисе или сое, сеют кукурузу или другую злаковую культуру, их возможности миграции ограничены. Вред, наносимый зерновым, сравнительно невелик, и популяции долго-

носиков быстро уменьшаются. При разумном соблюдении севооборотов, когда на одном поле бобовые не сеют дважды подряд, эти насекомые обычно не причиняют забот (Anonymous, 1969). Блошки *Diabrotica longicornis* (Say) и *Diabrotica virgifera* Le Conte выходят в основном из яиц, отложенных на кукурузных полях осенью. Молодые блошки, вышедшие весной, не могут далеко перемещаться в поисках кормового растения — кукурузы, поэтому можно сильно подавить популяцию, если после кукурузы хотя бы один, а лучше два года сеять люцерну или овес (Chiang, 1973). Хлопчатник лучше сменять сорго или другой пропашной культурой. В отличие от непропашных культур, таких, как ячмень или люцерна, пропашные провоцируют «самоубийственный вылет» бабочек розового коробочного червя *Pectinophora gossypiella* (Saunders). Пропашные культуры дают слабое затенение, поэтому почва весной прогревается быстрее, и это способствует преждевременному развитию куколок *P. gossypiella*, лежащих в почве в состоянии диапаузы с прошлого года, и вылету бабочек еще до того, как растущие поблизости растения хлопчатника достигнут чувствительной к насекомым стадии плодоношения (Mueller et al., 1974). Одна из доведенных до крайнего выражения и самых эффективных систем севооборота — кочевое, или подсечно-огневое, земледелие, которое практикуется в тропиках (Nickel, 1973). При этом лес вырубается и выжигается, на этом месте 1—3 года выращиваются культурные растения, а затем земледелец переходит на новое место, а поле забрасывается на 4—25 лет и зарастает лесом. Такая система используется примерно на 30% пригодных для возделывания земель всего мира, и с ее помощью обеспечивается пищей приблизительно 10% человечества (Anonymous, 1970). Благодаря кочевому земледелию почвенная эрозия сводится к минимуму, восстанавливается плодородие почвы и популяции вредителей удерживаются на низком уровне. Земля превращается в мозаику, которая состоит из маленьких делянок, находящихся на разных стадиях зарастания лесом, а используемые участки заняты смешанной культурой нескольких разных видов растений. Экологическое разнообразие приводит к стабильности биоценоза, который становится устойчивым в отношении массивных вспышек вредителей, обычных для длительной монокультуры.

Можно упомянуть несколько других агротехнических приемов, связанных с системой использования земельных угодий (National Academy of Sciences, 1969a). Скот, например, будет меньше страдать от слепней, если лесистые низины, в которых укрываются эти кровососы, будут использоваться для выпаса только весной и в начале лета, когда эти мухи малоактивны; поздним летом предпочтительнее более высокие пастбища с малым количеством деревьев. На Великих равнинах Северной Аме-

рики для уменьшения ветровой эрозии и снегозадержания с целью сохранения влаги практикуется ленточный посев. Он способствует развитию американского хлебного пилильщика *Cephus cinctus* Norton, а также кобылки *Melanoplus sanguinipes* (F.), обитающей на западе Канзаса, так как насекомые легко переходят с оставленных под паром покрытых стерней полосок на соседние растения. Но ленточный посев и севообороты можно спланировать так, чтобы растущая пшеница и стерня не соседствовали. И при других системах агротехники полезно подальше разносить посадки сельскохозяйственных культур. Например, белокрылый клоп *Blissus leucopterus* (Say) в первом поколении размножается на хлебных злаках, а потом мигрирует по мере их созревания на кукурузу и сорго. Миграция идет по земле, и если кукуруза растет достаточно далеко от хлебного поля, до нее доберется и нанесет вред лишь небольшое количество клопов.

4.2.1.2. Профилактика

Часто важным методом, с помощью которого уменьшается возможный ущерб, причиняемый вредными насекомыми, является уничтожение отходов после сбора урожая. При этом разрушаются места размножения насекомых и их зимовки. Для наиболее эффективного применения этого метода надо подробно знать биологию вредителя, чтобы необходимые шаги предпринимались в подходящее время. Различные виды вредных короедов (Scolytidae) способны скапливаться с образованием крупных популяций в валежнике, оставшемся после рубки леса. Популяции могут сильно увеличиваться на участках леса, поврежденных бурей, где плотность популяций вредителей иногда поднимается настолько, что вредители нападают на здоровые деревья, преодолевая их защитные барьеры. Эффективной профилактической мерой является уборка или уничтожение валежника и бурелома до того, как популяция вредителя возрастает (Schwerdtfeger, 1955; Vité, 1972). Основные меры, рекомендуемые для контроля над вязовым заболонником *Scolytus multistriatus* (Marsham) и короедом *Hylurgopinus rufipes* (Eichhoff) — переносчиками гриба *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau, вызывающего болезнь вязов, — состоят в снятии коры со стволов и веток, зараженных этими жуками, или в их сжигании (Whitten, Swingle, 1958). Удаление остатков растений хлопчатника и ранняя вспашка весьма эффективны для уменьшения выхода весной розового коробочного червя *P. gossypiella.* Из нескольких испытанных профилактических систем наиболее эффективной оказалась система, включающая полное удаление послеуборочных остатков, дискование и раннюю вспашку, а сочетание боронования, дискования и

поздней вспашки гораздо менее эффективно (Watson et al., 1974). Подобные же меры дают эффект против хлопкового долгоносика *A. grandis* Boheman (Anonymous, 1960). Подавление популяций вредителей табака — бражника *M. sexta* (L.), совки *H. virescens* (F.) и шершавой блошки *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer) — обрезкой боковых побегов и немедленным уничтожением стеблей после снятия урожая может быть настолько эффективным, что опрыскивания инсектицидами уже не требуются (Aycock, 1974). Популяции многих вредителей плодовых, например яблонной плодожорки *L. pomonella* (L.), сливового долгоносика *C. nenuphar* (Herbst) и яблонной пестрокрылки *Rhagoletis pomonella* (Walsh) поддерживаются в садах благодаря использованию ими гниющих или опавших плодов. Уничтожение или использование таких плодов (National Academy of Sciences, 1969a) — один из основных методов подавления этих вредителей в небольших садах провинции Новая Шотландия (MacPhee, MacLellan, 1972) и других районов. В штатах Флорида и Джорджия за счет выжигания и выкашивания травы или активного выпаса скота на прибрежных пастбищах с бермудской травой не допускается развитие плотного дерна, в котором находят укрытие цикады-пенницы (Cercopidae) (Strayer, 1972). Заслуживает внимания и другая рекомендуемая мера уничтожения вредителей — выпас скота на полях после сбора урожая (National Academy of Sciences, 1969a). Правильно проводимая профилактика чрезвычайно важна в любой программе по борьбе с комнатной мухой *M. domestica* L. — нельзя пренебрегать требованием складывать зерно нового урожая только в хранилища, очищенные от старого зерна, зараженного яйцами мух (President's Science Advisory Committee, 1965). Один из аспектов борьбы с комарами в Африке (и в других частях света) заключается в соответствующей очистке и уничтожении отходов в окружающей человека среде (McClelland, 1974).

Другая важная сторона профилактики — устранение дополнительных хозяев вредителя и близлежащих пустошей с сорняками, которые могут служить местами зимовки или резерватами вредителя. Обычно их уничтожают непосредственно механически или химически, но Пимейзел и Карснер (Piemeisel, Carsner, 1951) предложили непрямой метод, названный ими «методом замещения». Он основан на естественном процессе вторичной сукцессии растений и применим почти исключительно к невозделываемой земле, обычно к пастбищам. Основной пример использования этого метода — уменьшение вреда, приносимого цикадкой *Circulifer tenellus* (Baker) свекле и другим культурам на западе США (*Piemeisel,* 1954). Если поблизости от возделываемых полей находится заброшенное пастбище с сорняками, то оно представляет собой прекрасное место для размножения и со-

хранения популяции *C. tenellus*, которая переходит отсюда на растущие рядом сахарную свеклу или бобы, перенося вирус курчавости верхушки. Главный из сорняков, на котором развивается цикадка, — поташник *Salsola kali* var. *tenuigolia* Tausch, поэтому сейчас более 40 500 га пастбищ, ранее занятых этим сорняком, засеяны многолетними травами, непригодными для цикадки (Gibson, Fallini, 1963). Особенно полезным оказался пырей *Agropyron desertorum* (Fischer), который заменил сорняки на больших площадях, и в результате миграции цикадок сократились, а частота курчавости верхушки уменьшилась (National Academy of Sciences, 1969a). Но чаще всего дополнительных хозяев уничтожают механически или химически. Сорговая галлица *Contarinia sorghicola* (Coquillett) перезимовывает на алеппском сорго *Sorghum halepense* (L.) Pers., растущем по краям полей и на пустующих участках. Весной галлица может дать одно-два поколения на алеппском сорго, а потом переходит на поля с культурным сорго. Одно из рекомендуемых агротехнических мероприятий — раннее уничтожение культиватором или сжигание алеппского сорго на пустошах для истребления зимующих галлиц (Walter, 1928). В Индии и Пакистане разные виды долгоносиков, вредящих сахарному тростнику, используют полуокультуренные или дикие злаки и осоки близ тростниковых полей в качестве дополнительных растений-хозяев (Nagarkatti, Ramachandran Nair, 1973). Это часто приводит к быстрому росту численности вредителей на тростнике с началом сезона дождей (Carl, 1962). Благодаря механическому удалению растений, например дикого сорго, заражение сахарного тростника по краям поля сокращается на целых 50% (Gupta, Kulshreshtha, 1957), хотя интенсивное возделывание сахарного тростника с получением двух урожаев в год сделало жуков менее зависимыми от дополнительных диких хозяев (Nagarkatti, Ramachandran Nair, 1973). Повреждение кукурузы взрослыми особями японского жука *P. japonica* Newman увеличивается, если на поле остаются пригодные для жука растения (Woodside, 1954).

Уничтожение экосистемы леса и замена ее травянистыми угодьями оказались эффективными приемами в борьбе с мухой цеце *Glossina* в некоторых районах Африки (Ford, 1968). В тропических странах строгие законы обязывают уничтожать дополнительных растений-хозяев вредных насекомых. В Судане и на Малых Антильских островах установлен четырехмесячный так называемый «мертвый сезон», в течение которого запрещено выращивание растений, служащих дополнительными хозяевами для некоторых вредителей хлопчатника, например красноклопов *Dysdercus* spp. (Evans, 1952; Ripper, George, 1965; Schmutterer, 1969).

Для уменьшения ущерба, причиняемого насекомыми, может

быть полезной вовремя проведенная выборочная подрезка с уничтожением срезанных ветвей, особенно на декоративных древесных растениях, на плантациях новогодних елок и в садах. Ослабленные и больные ветви вяза бывают заражены личинками короедов, и в результате их обрезки и сжигания в надлежащее время потомство жуков будет уничтожено еще до выхода имаго. Подрезка способствовала сокращению числа тлей в городских зеленых насаждениях в Калифорнии (Olkowski, 1974). При аккуратной обрезке елей на плантациях деревья избавляются от многих насекомых, питающихся молодыми веточками и побегами, например от зимующего побеговьюна *R. buoliana*. Побеги и ветви плодовых деревьев, сильно зараженные щитовкой, удаляют и сжигают.

4.2.1.3. Сроки посадки (высева) и сбора урожая

Соблюдение рекомендуемых сроков сева и сбора урожая — один из давно известных методов, с помощью которого удается избегать сильного заражения культурных растений вредными насекомыми. Возможность применения этого метода часто зависит от того, имеются ли сорта, подходящие для использования в рекомендуемые сроки. Наиболее известный пример — использование так называемых «свободных от мух» периодов сева пшеницы с целью избежать заражения гессенской мухой *M. destructor* (Metcalf et al., 1962). До выведения устойчивых к мухе сортов это был самый эффективный метод борьбы с вредителем. В основных районах выращивания пшеницы на среднем западе США почти всегда удается посеять озимую пшеницу достаточно поздно, чтобы заражение было незначительным, а растения все же успели до зимы хорошо развиться. Вреда, наносимого японским жуком «шелку»[1] кукурузы, удается избежать, если сажать кукурузу так, чтобы «шелк» появлялся либо до (Woodside, 1954), либо после (Cory, Langford, 1955) пика активности взрослых жуков в поле. Вайзман и Мак-Миллиан (Wiseman, McMillian, 1969) предлагают в случае отсутствия устойчивых сортов сорго раньше высевать его для защиты от сорговой галлицы *C. sorghicola*. На юге штата Джорджия метод эффективен до 20 мая (цветение до 10—15 июля). Подобные же рекомендации даются в Судане, где благодаря раннему севу сорго избегают сильного размножения мухи *Atherigona varia* Meigen и различных кузнечиков, а также *C. sorghicola* (Schmutterer, 1969). Вред, приносимый долгоносиком *Hylobius pales* (Herbst) молодым сосновым культурам, созданным на участках, недавно освобожденных от сосен в результате рубок или пожаров, можно свести к минимуму, отложив по-

[1] «Шелк» (silk) — совокупность пестиков в початке кукурузы.—*Прим. ред.*

садку сосенок на юге США на 9 мес, а в северных районах — не менее чем на два года (Speers, 1967). Эта задержка позволяет долгоносикам сначала размножиться и созреть на пнях и пощаженных пожаром или вырубкой деревьях, а затем мигрировать с этого участка, где больше нет подходящих местообитаний. Строгое соблюдение сроков посадки или высева используется в КНР для борьбы с вредителями риса, пшеницы и проса (Cheng, 1963; Nash, Cheng, 1965).

Сбор урожая без отсрочек в тот момент, когда достигнута необходимая стадия спелости, обычно способствует увеличению урожая за счет того, что при этом избегают лишних повреждений от насекомых. Особенно важно это для фруктов, подверженных нападениям плодовых мушек, но имеет также определенное значение и для таких разных культур, как табак, страдающий от многих насекомых-листоедов, бобовые, подверженные нападениям зерновок (Bruchidae) и картофель, который, если слишком оттянуть уборку, может пострадать от картофельной моли *P. operculella* (Zeller). Ущерб, причиняемый люцерне некоторыми насекомыми, можно уменьшить, если убирать ее в начале стадии цветения, раньше обычного. Новые методы позволяют использовать получаемый корм, а в результате ранней уборки поля люцерны становятся менее пригодными местообитаниями для таких вредителей, как цикадка *Empoasca fabae* (Harris) и люцерновый долгоносик *H. postica* (Gyllenhal) (Casagrande, Stehr, 1973).

4.2.1.4. *Методы вспашки*

Физические характеристики почвы сильно влияют на некоторых вредных насекомых и сами в свою очередь зависят от сроков и способов обработки почвы (Fleming, 1957). Температура, структура, содержание влаги и органических веществ — все это важные факторы, которыми при правильной агротехнике можно манипулировать для того, чтобы повышать урожай с небольшими энергетическими затратами. В периоды, когда земля свободна, можно использовать культивацию с целью уничтожения послеуборочных остатков, самосевных растений или сорняков, на которых до нового сева сохраняются вредные насекомые. При глубокой вспашке некоторые насекомые оказываются так глубоко, что они не в состоянии выйти впоследствии на поверхность, и, наоборот, некоторые виды выносятся наружу, где они подвергаются нападениям паразитов и хищников или гибнут при неблагоприятных климатических условиях. К вредным насекомым, подавляемым при соответствующей технике обработки почвы, относятся хлопковая совка *H. zea* (Boddie), кукурузный мотылек *O. nubilalis*, кобылка *M. sanguinipes* и американский хлебный

пилильщик *C. cinctus* (National Academy of Sciences, 1969a). Виноградная листовертка *Paralobesia viteana* (Clemens) особенно чувствительна к вспашке непосредственно до основания лоз — при этом ее зимующие коконы оказываются на такой глубине, что весной насекомые не в состоянии выйти из них (Still, 1962). В прерийных провинциях Канады давно принят метод подавления совки *Agrotis orthogonia* Morrison, при котором летний пар вспахивают в конце июля и оставляют, чтобы образовалась корка. Это мешает имаго, летающим в августе — сентябре, отложить яйца (Corbet, 1974). Как и при многих других агротехнических методах регулирования вредных насекомых, ключ к успеху — достаточно хорошее знание биологии вредителя, позволяющее принимать соответствующие меры с учетом слабых мест в его жизненном цикле.

4.2.1.5. Внесение удобрений

О возможном влиянии удобрения на псевдоустойчивость растений мы уже упоминали (разд. 4.1.2.1). Удобрения, разумеется, вносятся для усиления роста и повышения урожая культурных растений, и поэтому их применение можно считать агротехническим мероприятием, изменяющим окружающую среду вредителя. Хорошо известно, что удобрение растений сильно влияет на питание, продолжительность жизни и плодовитость вредных насекомых, но, к сожалению, влияние это не всегда благоприятно для растения. По-видимому, влияние высокого плодородия, и в частности большого количества азота, фосфора или калия в почве, надо оценивать отдельно для каждой конкретной ситуации взаимодействия между растением и вредителем. В некоторых случаях при повышении плодородия подавление вредителя прямо или косвенно улучшалось, а в других наблюдался противоположный эффект (Painter, 1951; National Academy of Sciences, 1969a). На плотность популяции некоторых вредных насекомых влияет и pH почвы. Так, в Огайо было показано, что на опытных делянках при подъеме pH почвы внесением гашеной извести устойчиво понижается плотность популяций личинок японского жука (Polivka, 1960).

4.2.1.6. Ловчие культуры и ловчие деревья

В некоторых случаях для того, чтобы отвлечь насекомых от основных посадок какой-либо культуры, предварительно засевают этой культурой небольшие участки. Эти ловчие культуры должны быть очень привлекательными для насекомого-мишени и должны выдерживать некоторое время сильное заражение. Ловчую культуру уничтожают до того, как вредитель даст потом-

ство или достаточно разовьются основные посадки. В Онтарио выращивание табака возможно только при условии плодосмена с рожью, что увеличивает количество питательных веществ в почве и предотвращает эрозию. Но на ржи начинает свое развитие совка *Euxoa messoria* (Harris), и когда в мае высаживается рассада табака, гусеницы готовы к нападению на нее. Бачер и Ченг (Bucher, Cheng, 1970) предложили рано высаживать во ржи отдельные ряды табака, чтобы на них собирались гусеницы, которых нетрудно опрыскивать небольшим количеством патогенной вирусной суспензии. Чтобы собрать и подавить малочисленную перезимовавшую популяцию хлопкового долгоносика *A. grandis*, можно на две недели раньше обычного срока засеять хлопчатником участки, состоящие из 4 или 16 рядов (Scott et al., 1974). Стерн (Stern, 1969) предложил сеять люцерну вперемежку с хлопчатником, чтобы защитить хлопчатник от клопов *Lygus*. Известно, что японские жуки могут питаться на токсичных для них растениях (Ballou, 1929; Hawley, Metzger, 1940). После питания цветами конского каштана *Aesculus parviflora* Walter и садовой герани *Pelargonium* spp. у жуков наступает паралич. Они падают с растений и во многих случаях гибнут. Хотя оба вида растений цветут во время пика активности жуков, ни один из них не привлекателен для жуков настолько, чтобы отвлечь их с предпочитаемых растений-хозяев и тем самым защитить эти последние. Короедов некоторых видов очень привлекают свежеспиленные стволы. Там, где эти жуки угрожают растущему лесу, можно свалить несколько деревьев и использовать их как ловчие деревья, следя за ними, пока их не заразят размножающиеся имаго. Бревна затем можно пустить в дело, обработать инсектицидом или уничтожить, значительно уменьшив тем самым популяцию короедов в округе (Thatcher, 1961; Schmid, Beckwith, 1972). Подавление *Oryctes rhinoceros* L., вредителя кокосовой и других пальм на Дальнем Востоке, облегчается сооружением куч разлагающихся растительных остатков невдалеке от пальм. Эти кучи привлекают жуков, и время от времени жуков собирают либо обрабатывают кучу-ловушку инсектицидом (Fröhlich, Rodewald, 1970).

4.2.1.7. Использование водорегуляции

Роль водного хозяйства в подавлении вредителей лучше всего, видимо, иллюстрируется тем фактом, что еще до изобретения синтетических инсектицидов во многих областях Европы и Северной Америки исчезла малярия, так как развитие городов и промышленности сделало многие водоемы непригодными для размножения комаров (Conway, 1971). Для систематического сокращения популяций связанных с водой вредных насекомых, таких,

как комары, мокрецы и слепни, имеет значение устройство каналов, правильное размещение дамб и продуманное дренирование (National Academy of Sciences, 1969a). Кроме регулирования уровня воды, часто бывает необходимо удалять прибрежную водную растительность, где укрываются эти вредители. Подобные мероприятия увеличивают подверженность личинок насекомых действию прибоя и выеданию рыбами и другими хищниками. Водное хозяйство — важное оружие борьбы с комарами в соленых маршах Флориды, но здесь, как и повсюду, необходимо очень внимательно учитывать возможные последствия предпринимаемых мер для всей экосистемы с ее рыбой, дичью и растительностью (Provost, 1974).

Иногда можно изменять во вред насекомым, причиняющим ущерб сельскому хозяйству, сроки и продолжительность орошения. Китайцы издавна в определенное время заливают свои рисовые поля для подавления вредителей риса (Nash, Cheng, 1965). В некоторых случаях удается предпринять подобные меры против огневок *Diatraea saccharalis* (F.) и *Castnia licoides* Boisduval, обитающих на сахарном тростнике (Ingram et al., 1951; Charpentier, Mathes, 1969). Строго рассчитанное по времени орошение люцерновых полей можно использовать для распространения грибковых эпизоотий среди тлей — вредителей люцерны (Hall, Dunn, 1957). Но, чтобы избежать образования водных биотопов, пригодных для размножения водолюбивых насекомых-вредителей, необходимо правильно проектировать системы орошения и правильно пользоваться ими (National Academy of Sciences, 1969a).

4.2.2. Изменения в окружающей среде, благоприятные для естественных врагов

4.2.2.1. Совершенствование использования пестицидов

Многие полезные естественные враги вредных насекомых очень тесно ассоциированы со своими хозяевами. Поэтому недифференцированное использование пестицидов против популяций вредителя часто приводит к полному истреблению всего комплекса естественных врагов. В самом деле, пестициды сейчас, по-видимому, можно считать самым важным из вредных факторов в окружающей среде полезных организмов (DeBach 1974). Позже мы подробнее рассмотрим способы разумного использования пестицидов (разд. 5.1), но уже здесь нам хотелось бы отметить, что химические условия среды — такой аспект общей окружающей среды, который особенно легко и эффективно можно изменять в целях поощрения естественных врагов. При неправильном использовании инсектицидов комплекс естественных врагов вредителя может настолько разрушиться, что его биоло-

гического подавления никогда не удастся достигнуть; и хуже того, виды, ранее не имевшие хозяйственного значения, могут превратиться в новых вредителей, если при обработке пестицидами разрушится сдерживавший их до того комплекс естественных врагов.

Для смягчения вредного действия пестицидов на энтомофагов ведется поиск соединений с большей специфичностью, с новыми механизмами действия и более быстро разрушающихся; разработка составов, способов доставки и применения, сводящих к минимуму контакт полезных организмов с пестицидом; более подробное изучение временных взаимоотношений вредителя с его естественными врагами. Такие данные позволят решать, когда с наибольшим полезным эффектом (и с наименьшими разрушительными последствиями) применять пестицид.

Можно привести пример из Южной Австралии, показывающий, как при разумном использовании пестицидов увеличивается полезный эффект естественных врагов (Morgan, личное сообщение). В лесных заповедниках Нулук и Бандалир случались локализованные вспышки пяденицы *Chlenias auctaria* Guenee, уничтожающей хвою сосен *Pinus radiata* D. Don в культурах. В центральном очаге заражения отмечались крайне высокие плотности гусениц, а в более широком периферийном районе плотность популяции была ниже. Внесение в очаг паразитоида из ихневмонид *Lissopimpla excelsa* Costa дало почти 35%-ное заражение куколок, а в окружающем районе заражение паразитоидом варьировало от 5 до 22%. Подробное изучение взаимоотношений хозяин — паразитоид показало, что между выходом из яиц последних гусениц *C. auctaria* весной и выходом первых паразитоидов из куколок хозяина летом существует разрыв примерно в два месяца. Кроме того, было известно, что личинки *C. auctaria* гораздо чувствительнее к ДДТ, чем имаго *L. excelsa.* В эти два месяца провели обработку очага заражения очень малым количеством ДДТ с помощью аэрозольных генераторов. В результате популяции хозяина в очаге очень сильно сократились. После выхода весьма подвижные имаго *L. excelsa,* найдя в обработанном районе мало хозяев, стали переходить в окружающий необработанный лес. Благодаря осторожной и вовремя проведенной обработке инсектицидом небольшого критического района экстенсивность заражения во всем пораженном вредителем районе выросла до 75—100%.

4.2.2.2. *Использование земельных угодий*

Как мы уже видели, схему использования земельных угодий можно изменять во вред насекомым, причиняющим ущерб сельскому хозяйству, но ее удается изменять и таким образом, чтобы

способствовать полезному действию их естественных врагов. То же относится и к ряду других манипуляций с условиями среды, которые уже обсуждались выше, когда мы рассматривали их применение против вредителей. Можно изменять в пользу естественных врагов, особенно тех, способность к расселению которых ограниченна, размещение культур. Плотное размещение посадок облегчит им передвижение с растения на растение в поисках жертв или хозяев. Оно также способствует распространению в популяции вредителей патогенных микроорганизмов. В Калифорнии и других теплых районах США в производстве люцерны с пользой применяется особая форма севооборота — полосные посевы (van den Bosch, Stern, 1969; Council on Environmental Quality, 1972). Люцерновое поле делится на три широкие полосы, и урожай снимается с одной полосы, а остальные две постепенно зарастают люцерной. Это создает для полезных насекомых более стабильное местообитание, поскольку они имеют возможность быстро переходить со сжатой полосы на соседнюю с растущей люцерной, где есть легкодоступный резерват жертв или хозяев. При правильном выполнении этой процедуры количество полезных насекомых увеличивается в 4 раза, популяции пауков — в 10 раз, а урожаи люцерны — почти на 15%.

4.2.2.3. Предоставление укрытий

Полосные посевы люцерны можно считать не только методом землепользования, но и методом предоставления укрытий для перемещающихся полезных организмов. Метод предоставления укрытий был разработан для сохранения и поддержания паразитоидов и хищников мух — разносчиков микробов в курятниках (Hartman, 1971). Вместо частой полной уборки помета, накапливающегося под клетками, по этому методу требуется убирать помет только частично два раза в год. В остающемся помете живет достаточное количество естественных врагов мух, сильно снижающих численность их личинок. Если же помет убирать часто, личинки мух успевают в нем развиваться, а их враги — нет.

Вторжение человека в лесные экосистемы сильно изменило их во многих районах. В большинстве случаев в результате деятельности человека экосистема упрощается, исчезают целые виды и возрастные классы вырубаемых деревьев. Иногда весь лес заменяется искусственной лесной монокультурой с деревьями одного возраста. В таких местообитаниях, а также во фруктовых садах, где деревья сильно подрезают и ухаживают за ними с целью повышения их урожайности, в значительной степени теряются места укрытий, гнездовий и почлега для питающихся насекомыми птиц и млекопитающих. Отмечая утрату такими местообитаниями полезных для природы и человека функций из-за вмеша-

тельства человека, Холдрен и Эрлих (Holdren, Ehrlich, 1974) полагают, что «продуктивность обеспечивается за счет стабильности». Когда убирают кустарник, дуплистые деревья, кучи хвороста и валежника, из леса исчезают многие полезные виды хищных позвоночных. В Европе с такими проблемами столкнулись раньше, чем в других частях света, и там было предложено, в частности в Германии, обеспечить искусственные укрытия и дуплянки для гнездования птиц (Franz, 1961b; Hagen, Franz, 1973) и рукокрылых (Buckner, 1966). Сходная ситуация сложилась с несколькими видами ос *Polistes*. Они являются полезными хищниками бражников *Manduca*, вредящих табаку. В современных интенсивно эксплуатируемых агроэкосистемах места, подходящие для осиных гнезд в лесах или на изгородях близ табачных полей, постепенно исчезают. Но в Северной Каролине осы охотно устраивают гнезда в небольших деревянных коробках, прикрепляемых к столбам изгородей специально для них (Lawson et al., 1961). Благодаря этому усиливается уничтожение гусениц бражников и сокращается расход инсектицидов.

В общем, разнообразие местообитаний способствует сохранению и увеличению численности полезных организмов (Glen, 1954). Разнообразие флоры, видимо, легче всего создать в лесных местообитаниях (President's Science Advisory Committee, 1965). Грехэм (Graham, 1928) обнаружил, что на хорошо дренированных участках болот с американской лиственницей сообщество растений более разнообразно, чем на влажных участках. В сухих районах была выше численность мелких млекопитающих и популяция коконов лиственничного пилильщика *P. erichsonii* (Hartig) выедалась значительно сильнее. Можно предположить, что снижение уровня вод на болотах будет иметь непрямой благоприятный эффект, выражающийся в снижении численности пилильщика. Здоровая разнообразная структура леса благоприятствует также мелким млекопитающим, участвующим в сдерживании непарного шелкопряда *P dispar* (L.) (Bess et al., 1947) и других вредителей леса (Hamilton, Cook, 1940).

В агроэкосистемах добиться разнообразия труднее, так как при возделывании наиболее эффективны монокультуры (President's Science Advisory Committee, 1965). Мы уже говорили о потенциальных преимуществах чистой культивации, уничтожения остатков растений после жатвы и уничтожения заросших сорняками пустошей, которые поставляют популяциям вредных насекомых дополнительных хозяев. Но не всегда такие методы полезны. Здесь снова надо подчеркнуть важность полного понимания биологии и экологии вредного насекомого и ассоциированных с ним полезных организмов. Меры, принимаемые для снижения высоких плотностей вредителя, могут оказаться еще менее благоприятными для полезных видов и в перспективе нецелесообраз-

ными (van Emden, 1965a). Многие паразитоиды и хищные беспозвоночные перезимовывают в растительном мусоре или внутри своих хозяев, живущих на оставленных в поле частях растений или на сорных дополнительных хозяевах. Если послеуборочные остатки запахивают, а мусор и сорняки уничтожают до выхода полезных организмов весной, то многие из них гибнут. Для сохранения паразитоидов и хищников с успехом можно применять так называемый «метод грязного поля» (Rabb et al., 1974). Сейчас много спорят о возможности перехода практики сельского хозяйства к более сложному плодосмену, и есть немало сторонников такого перехода (Brookhaven National Laboratory, 1969), но, чтобы добиться успеха, нужно серьезно и творчески подойти к выбору совмещаемых растений, схем севооборота и других агротехнических приемов, направленных на увеличение разнообразия (Southwood, Way 1970).

4.2.2.4. Предоставление пищи

Другой важный фактор внешней среды, необходимый для поощрения развития полезных видов насекомых,— доступность надежного источника пищи для каждой питающейся стадии в жизненном цикле энтомофага в соответствующее время года. Обеспечение соответствующего рациона для имаго — важное, но часто невыполняемое требование. Особенно в паразитических группах (например, у Diptera, Hymenoptera) за счет хозяина питаются только неполовозрелые формы, а взрослым требуются другие источники пищи, часто пыльца и нектар (или только нектар) цветущих культурных или дикорастущих видов (Wolcott, 1942). Например, из 27 видов мух, собранных на цветках золотой розги *Solidago virgaurea* L. в Англии, 17 оказались полезными паразитическими тахинидами (Grensted, 1946). Перепончатокрылые паразитоиды (рис. 3), видимо, особенно привлекаются цветками зонтичных (Leius, 1960); в одной работе, например, показана прямая численная зависимость между количеством имеющихся цветков и наличием и активностью паразитических Hymenoptera (van Emden, 1962b). Имаго *Orgilus obscurator* (Nees), распространенного перепончатокрылого паразитоида зимующего побеговьюна, в провинции Онтарио максимально эффективны только при наличии цветков дикой моркови *Daucus carota* L. (Syme, 1966). К сожалению, в соответствии с постановлением, принятым в этой провинции, дикая морковь считалась вредным сорняком и способствовать ее росту или допускать ее цветение не позволялось. Будучи растением открытых пространств, *D. carota* растет в диком виде в сосновых культурах, пока кроны сосен не смыкаются. В это время сосны особенно чувствительны к побеговьюну, и поэтому в 1970 г. постановление об отнесении дикой моркови к

сорнякам было отменено. Это позволило лесоводам выращивать ее, что способствовало размножению *O. obscurator* (Corbet, 1974). Подобная зависимость от цветков доказана недавно и у других видов паразитоидов (Syme, 1975). Взрослым хищникам, например златоглазкам, для стимуляции размножения тоже могут требоваться различные добавки к рациону (Tauber, Tauber, 1974).

Исследования, проведенные в Англии, показали важную роль растений живых изгородей между полями в поддержании численности и эффективности полезных насекомых (van Emden, 1962a, 1965a, b; Pollard, 1968). Цветы живых изгородей посещаются паразитическими перепончатокрылыми и тахинидами, а также взрослыми мухами-журчалками. Выедание капустных тлей *Brevicoryne brassicae* (L.), поражающих брюссельскую капусту, хищными личинками журчалок было максимальным по краям полей, где дикие цветы были особенно многочисленными. Некоторые насекомые, например клопы-слепняки, питаются вредными насекомыми на поле, но дополняют свой рацион растительной пищей из близлежащих изгородей, особенно когда жертв недостаточно. Ван Эмден (van Emden 1965a) назвал живые изгороди «мостом, компенсирующим неточности в синхронизации поколений паразита и вредителя, и источником жертв, когда вид-вредитель становится редким». Он даже предположил, что более тяжелое положение с вредителями в США по сравнению с Англией объясняется тем, что любой участок маленьких английских полей всегда находится недалеко от зарослей сорняков, а обширные американские поля лишь местами граничат с немногими оставшимися пустошами.

Советские энтомологи указывают на возможность использования сорняков как источников нектара для повышения эффективности паразитоидов (Черепанов, 1964, 1965). Фацелия *Phacelia* sp., сплошным ковром посеянная в плодовом саду, сильно увеличивает заражение щитовки *Aspidiotus perniciosus* Comstock паразитом *Aphytis proclia* (Walker). Введение на капустные поля рано цветущего вида горчицы значительно усиливает воздействие паразитоида *A. glomeratus* (L.) на его хозяев — гусениц *Pieris*. Сообщается об успешном применении искусственных кормовых добавок для имаго насекомых-энтомофагов. Эти добавки поддерживают их и усиливают размножение (Hagen et al., 1971). Опрыскивание «пищевым раствором» имитирует медвяную росу и пыльцу (или только пыльцу); этот раствор используется златоглазкой *C. carnea* Stephens и несколькими видами Syrphidae и Coccinellidae. Он состоит из имеющегося в продаже препарата дрожжей и их субстрата — молочной сыворотки (фирменное название «Wheast»), сахарозы и воды. Опрыскивание сахарозой или мелассой позволяет собрать на кукурузном поле имеющихся по-

близости естественных хищников, в результате чего сокращается популяция кукурузного мотылька (Carlson, Chiang, 1973). На кокосовых плантациях Занзибара успех полезного хищного муравья *Oecophylla longinoda* (Latreille) в значительной степени зависит от медвяной росы, даваемой щитовкой *Saissetia zanzibarensis* Williams (Way, 1954).

Кроме отсутствия источника пищи для имаго, успех естественного врага может быть лимитирован отсутствием дополнительного хозяина. Хороший пример, иллюстрирующий это положение, мы обсуждали уже выше в связи с другой проблемой (разд. 4. 2. 1. 1.). Важному паразитоиду виноградной цикадки *E. elegantula Anagrus epos* Girault требуется в Калифорнии вспомогательный хозяин, чтобы пережить зиму, когда нет яиц *E. elegantula* (Doutt, Nakata, 1965). Дополнительным хозяином ему служит не имеющая экономического значения кобылка *Dikrella cruentata* Gillette, встречающаяся на дикой ежевике и активно размножающаяся круглый год. Специальная акклиматизация ежевики и *D. cruentata* на виноградниках и вблизи от них значительно повышает эффективность *A. epos* на вредителе винограда, благодаря чему круглый год поддерживается высокая численность паразитоида. Подобная ситуация сложилась в Оклахоме с обыкновенной злаковой тлей *S. graminum* на сорго (Eikenbary, Rogers, 1974). Два периода с низкой численностью популяций тли в течение лета создают большие трудности для выживания важного паразитоида *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson). Но при наличии дополнительного хозяина *Aphis helianthi* Monell на подсолнечниках и других растениях-хозяевах поблизости паразитоид способен сохранять свою популяцию, пока тля опять не размножится. Успех в подавлении устойчивого к инсектицидам *H. virescens* (F.) (разд. 2.1.3) на хлопчатнике в долине Каньете (Перу) во многом обязан изменению системы полеводства во всей долине. В результате этого изменения увеличилось разнообразие выращиваемых культур (Hambleton, 1944), а это в свою очередь привело к тому, что у большого комплекса естественных врагов, нападающих на *H. virescens,* появилось множество дополнительных хозяев-насекомых, помогающих им выращивать и сохранять популяции.

4.2.2.5. Методы вспашки и пыль

Мы уже говорили о том, как вспашка и культивация эффективно используются для сокращения численности вредителей, но в некоторых случаях такие методы недопустимы, так как при их применении уничтожается больше полезных насекомых, чем вредителей. Это особенно верно в отношении многолетних культур, таких, как плодовые и цитрусовые. Дискование и культивация,

особенно в неподходящее время года, могут либо уничтожить паразитоидов или хищников, зимующих в почве (Steiner, 1938), либо уменьшить плотность сорняков и почвенного растительного покрова, которые защищают полезных насекомых или их дополнительных хозяев и жертв (Pepper, Driggers, 1934; Muma, 1961). Пыль, поднимаемая при культивации или при проезде машин и повозок по немощеным дорогам близ поля, по-видимому, гораздо больше вредит мелким полезным паразитоидам и хищникам, чем вредителям, на которых они нападают, например щитовкам (Bartlett, 1951; De Bach 1958a). Чтобы уменьшить этот вред, необходимо сокращать культивацию, улучшать дорожные покрытия и применять дождевальные установки для смывания пыли с листвы.

4.2.2.6. Сокращение количества врагов полезных насекомых

Полезные насекомые тоже страдают от естественных врагов. Хищники, вторичные паразитоиды (сверхпаразитоиды) или возбудители болезней могут оказывать разрушительное действие на полезные виды, из-за чего нарушается поддерживаемое ими равновесие популяций вредителя. Хотя количественных доказательств этого положения пока недостаточно, из качественных наблюдений ясно, что любой фактор, значительно сокращающий жизнеспособность полезных организмов, губительно отражается на биологическом подавлении вредных насекомых (Hodek, 1973). Например, паразитоид из браконид *Perilitus coccinellae* (Schrank) убивает имаго нескольких видов божьих коровок (рис. 42) и дает экстенсивность заражения 12% (Balduf, 1926). В энтомологической литературе примеры сверхпаразитизма найти не трудно (Muesebeck, Dohanian, 1927; Sweetman, 1958; Mertins Coppel, 1973; Ackerman et al., 1974), но общие последствия этого явления еще предстоит выяснить. Хотя при первом столкновении со сверхпаразитами кажется, что они приносят вред (Coppel, 1952), иногда они оказывают благоприятное буферное действие, благодаря которому не допускается слишком сильный рост численности естественных врагов вредителя и стабильно поддерживается эффективная регуляция популяций. Аналогично этому Коппел и Слоэн предполагают, что выедание птицами личинок насекомых способствует стабилизации популяций лиственничной чехлоноски *C. laricella* (Hübner) и ее паразитоидов, поскольку птицы избирательно удаляют больше паразитированных гусениц (Coppel, Sloan, 1971). Де Бах и Бартлетт считают, что иногда имеет смысл селективно использовать для сокращения сверхпаразитов инсектициды (De Bach, Bartlett, 1951).

Показана польза от сокращения численности естественных



Рис. 42. Погибающая божья коровка *Coleomegilla maculata* (DeGeer), зараженная паразитоидом *Perilitis coccinellae* (Schrank) из браконид, чей кокон виден под брюшком хозяина.

врагов полезных организмов. Гриб *Entomophthora sphaerosperma* Fresenius периодически вызывает высокую смертность гусениц капустной моли *Plutella maculipennis* Curtis на крестоцветных в Южной Африке (Ullyett, 1947). В долгие периоды высокой влажности в результате эпизоотий, вызываемых грибом, популяция *P. maculipennis* сильно сокращается, а вместе с ней сокращается и популяция ее паразитоидов. Паразитоиды уничтожаются грибом либо непосредственно внутри хозяина, либо непрямым путем, за счет резкого сокращения числа хозяев, нужных для размножения. Затем начинаются вспышки численности *P. maculipennis*, повторяющиеся до тех пор, пока популяция паразитоида не восстановится. Аллиэтт рекомендует обработку фунгицидами, чтобы уменьшить частоту заболеваний, вызываемых патогенными грибами, и разрешить связанные с ними проблемы. На Занзибаре хищный муравей *O. longinoda* способен регулировать популяции вредителя кокосовой пальмы *Pseudotheraptus wayi* Brown (семейство клопов-краевиков) в достаточно разнообразных местообитаниях (Way, 1953). Благодаря посадке среди кокосовых пальм гвоздичных деревьев муравей *Oecophylla* имеет больше места для укрытий и добавочное питание в форме медвяной росы от щитовок. Большую роль играет также наличие плотного и разнообразного растительного покрова, так как он препятствует поселению здесь трех других видов муравьев, не нападающих на

P. wayi, но полностью вытесняющих *O. longinoda* в чистых рощах кокосовой пальмы. Другие виды муравьев часто мешают эффективному уничтожению тлей хищниками и паразитоидами, они препятствуют откладке яиц или даже убивают полезных насекомых (Way, 1963). Например, подавление аргентинского муравья *I. humilis* (Mayr) в цитрусовых рощах необходимо для того, чтобы полностью проявились полезные качества паразитоидов и хищников щитовок, тлей, мучнистых червецов и клещиков, нападающих на деревья (De Bach, 1958a).

4.2.2.7. Использование водорегуляции

Как мы уже отмечали, изменяя в определенные периоды уровень воды, можно причинять ущерб вредным насекомым. Регулированием уровня воды можно также способствовать развитию полезных организмов. Например, гамбузия *G. affinis* (Baird et Girard) гораздо эффективнее выедает редкие популяции личинок комаров в открытых водах, чем в зарослях водных растений (Danielsen, 1968). Регулируя уровень прудов и водохранилищ, можно сократить заросли на отмелях и вдоль берегов, благодаря чему значительно увеличится эффективность гамбузии. Другой пример — использование в нужный момент орошения для повышения частоты встречаемости инфекционных заболеваний у вредителя. За счет внеочередных орошений повышается эффективность нескольких видов ассоциированных с насекомыми грибов, естественно встречающихся на люцерновых полях Калифорнии, против пятнистой люцерновой тли *T. maculata* (Hall, Dunn, 1957). На хорошо дренированных полях, которые могут выдерживать лишнюю воду, создается «покрывало влажности», способствующее более скорому и полному распространению грибов в популяции тли.

4.3. Генетические методы подавления

Биологическую среду любого живого организма можно подразделить на внешнюю и внутреннюю. Большинство аспектов подавления вредных насекомых биологическими или другими средствами касается внешней среды и того, как можно управлять ею или изменять ее, причиняя ущерб этим насекомым (например, повышая их смертность). Но можно управлять также биологическими факторами внутренней среды (внутри самого организма), обращая их против насекомого-вредителя. В этом отношении особое внимание привлекает генетическая структура вредителя и возможность внесения в нее полезных для нас изменений (например, приводящих к уменьшению плодовитости). Удивительно, что приложению принципов генетики к подавлению вредных на-

секомых уделяется сравнительно мало внимания. Это тем более странно, что современная генетика во многом основана на данных, полученных на насекомых, особенно на плодовой мушке *Drosophila melanogaster* Meigen, медоносной пчеле *Apis mellifera* L. и шелковичном черве *Bombyx mori* (L.). Генетика нашла широкое практическое применение во многих областях современного сельского хозяйства, за исключением, пожалуй, контроля над насекомыми. Те особенности, которые делают насекомых идеальными экспериментальными объектами для общебиологических исследований, почти совсем не используются в такой прикладной области, как подавление вредителей. Высокий репродуктивный потенциал, короткие жизненные циклы, сравнительная легкость массового разведения — все эти качества могут быть выгодно использованы против вредных насекомых. Важны также и огромная генетическая пластичность насекомых (вспомним широкое распространение устойчивости к инсектицидам), и их природное генетическое разнообразие, а также изменчивость, вызываемая различными мутагенами, к которым они чувствительны. Наконец, как указывает Уиттен (Whitten, 1970), для успешного использования против насекомых генетических методов иногда требуется гораздо меньше основной информации по биологии и экологии организма-мишени (кроме количественных данных), чем для других форм биологического регулирования, по крайней мере в тех случаях, когда есть возможность выпускать для подавления естественной популяции необходимое количество обработанных насекомых. Успех генетического подхода зависит в основном от того, будут ли происходить случайные скрещивания между выпущенными насекомыми и дикой популяцией (Whitten et al., 1973; Rai et al., 1973; Young et al., 1975). Из наблюдаемого опыта, однако, следует, что широкие исследования основ экологии вида-мишени помогут избежать излишних трудностей, присущих программам генетической регуляции, ограничившись при этом скромными средствами (Whitten, Foster, 1975).

Генетическая регуляция вполне попадает под широкое определение, принятое нами для биологического подавления вредных насекомых, поскольку этот метод включает использование самого вредителя для подавления его же популяции. Действительно, главный принцип метода основан на том, что поиск и атаку самки наиболее эффективно осуществляют самцы этого же вида (Knipling, 1960a). По степени специфичности и безопасности для окружающей среды этот метод превосходит все остальные. В этой главе мы кратко рассмотрим теорию и практику генетических методов воздействия на вредных насекомых, а также использование для подавления популяций искусственной стерильности. Будет затронуто также имеющее отношение к этим проблемам

конкурентное вытеснение насекомых-вредителей менее вредоносными формами, и мы закончим этот раздел обсуждением возможностей улучшения генетических свойств полезных организмов.

4.3.1. Подавление или истребление посредством индуцированной стерильности

В большинстве методов биологического регулирования мы имели дело с относительными величинами: мы стремимся подавить численность вредителя до экономически приемлемого уровня по отношению к существовавшему ранее, неприемлемо высокому. Применение принципов, связанных с индуцированной стерильностью, предоставляет нам редкую возможность рассчитывать на полное искоренение вредителя.

Гипотеза, на которой основан так называемый метод выпуска стерильных самцов, впервые была выдвинута и разработана Э. Ниплингом в конце 1930-х гг.[1] (Knipling, 1955; Baumhover et al., 1955; Lindquist 1955). Недавно появился ряд работ, развивающих и дополняющих ранние простые модели Ниплинга (Weidhaas, 1973; Miller, Weidhaas, 1974). В упрощенном и кратком изложении ход мысли их авторов таков: у многих животных репродуктивной способности едва хватает на преодоление сопротивления среды, выражающегося в различных формах естественной смертности. В нормальных условиях им удается поддерживать размер своей популяции, но такого удара, как резкое сокращение репродуктивного потенциала, им не перенести. Если бы удалось как-то вызвать у особей вида стерильность, не затронув их способности конкурировать за полового партнера, и за несколько поколений наводнить естественную популяцию этими стерильными особями, то репродуктивный потенциал резко снизился бы и естественная популяция исчезла. Метод столь же прост, сколь эффективен, и переход этого так называемого «автоцидного метода» (Knipling, 1960a) от теории к полной реализации на мясной мухе *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) был назван «одним из самых замечательных достижений биологии нашего времени» (Christenson, 1966).

4.3.1.1. Программа истребления мясной мухи

История истребления мясной мухи на юго-востоке США хорошо известна большинству энтомологов и интересующимся этими вопросами неспециалистам по многочисленным документаль-

[1] Мысль об использовании генетических методов борьбы с вредными насекомыми впервые была высказана акад. А. С. Серебровским в 1940 г. (см. список литературы). — *Прим. ред.*

ным отчетам и пересказам (Knipling, 1959, 1960a, b; Bushland, 1960; Ball, 1961; Baumhover, 1966). Здесь мы ограничимся ее кратким изложением.

Личинки мясной мухи *C. hominivorax* в огромных количествах скапливаются в открытых ранах диких животных или домашнего скота, что приводит к увеличению этих ран и в конце концов к гибели хозяина. На юге США деятельность мухи ежегодно приводила к потерям сотен миллионов долларов. Двадцать лет, прошедшие от появления гипотезы Ниплинга до ее применения на практике, были наполнены спорами и теоретическими и практическими исследованиями заинтересовавшихся специалистов. Постепенно накапливалась биологическая и экологическая информация о пригодности *C. hominivorax* при использовании этого метода (Smith, Skipper, 1952; Bushland, Hopkins, 1953; Bushland, 1960), разрабатывались методы ее массового разведения (Melvin, Bushland, 1940; Graham, Dudley, 1959) и создавались и испытывались безопасные практические методы стерилизации (Bushland, Hopkins, 1951; Lindquist, 1955). Первые испытания, проведенные на острове Санибел у побережья Флориды и на острове Кюрасао в Карибском море, оказались успешными и помогли разработать методику выпуска и методы оценки результатов (Bushland et al., 1955; Baumhover et al., 1955).

К 1957 г. была закончена подготовка к эксперименту по истреблению *C. hominivorax* в штате Флорида. Как оказалось, истребление во Флориде означало уничтожение мухи на всем юго-востоке США, так как зима 1957/58 г. была очень суровой и к северу от Флориды все мухи за зиму погибли. Программой руководили из города Сибринг во Флориде, где старый авиационный ангар был превращен в автоматизированную фабрику для разведения мух, работавшую круглосуточно и без выходных и дававшую за неделю 54 млн. стерильных мух. Куколок мух облучали рассчитанной дозой радиации от источника с ^{60}Co и выходивших из них стерильных мух рассеивали с самолета над южной частью Флориды. Когда через 18 мес работы ученые не смогли найти ни одной дикой мясной мухи на всем юго-востоке США, программу сочли полностью успешной. Такое положение сохраняется до настоящего времени, и хотя в этом районе иногда отмечаются случаи заражения мухой, они связаны с импортом скота из зараженных районов и быстро, без затруднений пресекаются. Расходы на всю программу составили 10,6 млн. долл., т. е. примерно вдвое меньше ежегодных убытков от мухи в предыдущие годы (Davidson, 1974).

После ободряющего успеха на юго-востоке сотрудники Министерства сельского хозяйства (МСХ) США взялись за гораздо более сложную задачу — истребление *C. hominivorax* на юго-западе, а затем и во всей Северной Америке. Район проведения

программы на этот раз был не только гораздо более обширным, но и более пересеченным и «негостеприимным» к выпущенным мухам. Он не имеет такой естественной изоляции, как места выпуска на востоке США, и в него постоянно проникают мухи из благоприятных для них убежищ в Мексике. Планировалось сначала искоренить мясную муху в США, а затем поддерживать барьерную зону шириной 160 км вдоль северной границы Мексики, выпуская туда стерильных мух, чтобы не допустить проникновения мигрирующих диких особей. В г. Мишен (Техас) была построена новая фабрика по разведению мух, и в 1962 г. приступили к реализации программы. Наблюдения показали, что дикие мухи способны пересекать барьерную зону, и ее ширину пришлось увеличить в некоторых местах до 560 км. На фабрике в Мишен работало 300 человек, она имела производительность более 150 млн. мух в неделю. Первая цель — искоренить мясную муху в США — была, видимо, достигнута, но поддерживать барьерную зону длиной 2900 км и шириной 560 км оказалось более сложной задачей (Anonymous, 1973c). К 1970 г. в США было отмечено только 153 случая поражения личинками мясной мухи; все они, по-видимому, были вызваны насекомыми, вторгшимися из Мексики. В 1962 г., когда программа только начиналась, в США было зафиксировано примерно 50 000 случаев. Но в 1972 г. в результате анализа данных, опубликованных МСХ США в «Общем отчете о деятельности экономически важных насекомых», была получена цифра 92 000 случаев за год (Anonymous, 1973c). Официальная итоговая цифра, опубликованная МСХ,— 95 642. Причины увеличения активности мясной мухи подробно обсудил Бушленд (Bushland, 1974, 1975). Тревожное положение привело к удвоению усилий по выпуску и к объявлению пятилетнего плана сотрудничества между США и Мексикой в уничтожении мясной мухи на севере Мексики. Близ Тустла-Гутьеррес в Мексике строится новая фабрика с производительностью 300 млн. стерильных мух в неделю (Bushland, 1975). Ее цель — в содружестве с фабрикой в Мишен отодвинуть барьерную зону на юг Мексики хотя бы до узкого перешейка Теуантепек, где эту зону будет легче поддерживать. Тем временем в результате выпуска 200 млн. стерильных мух в неделю в барьерной зоне на севере Мексики и в прилегающих районах США количество отмеченных и подтвержденных случаев нападения мясной мухи снова медленно сокращается. Общее количество за 1973 г. составило 14 976, а за 1974 г. — 7267 (U. S. Department of Agriculture, 1974, 1975), что означает уменьшение по сравнению с рекордным 1972 г. на 84,4 и на 92,4% соответственно.

Успех программы по истреблению мясной мухи — такая же важная веха на пути развития прикладной энтомологии и биологического подавления вредных насекомых, как интродукция

родолии в калифорнийские цитрусовые рощи или использование американских подвоев, устойчивых к филлоксере, на виноградниках Франции. Она показала путь к новым рациональным решениям проблемы борьбы с вредителями. Это еще один пример того, как выдвинутая теория успешно прошла испытания на практике и как в ходе этих испытаний возникла методологическая основа для дальнейшего понимания и развития ее принципов (International Atomic Energy Agency, 1969, 1970, 1971; Smith, von Borstel, 1972; Davidson, 1974; Pal, Whitten, 1974).

4.3.1.2. Принципы и методы использования стерильности

Ниплинг (Knipling, 1964, 1967) дал обзор основных требований, выполнение которых позволяет применить метод выпуска стерильных насекомых. В их число входят: разработка метода массового разведения насекомого-мишени; наличие метода стерилизации, применение которого сказывается на конкурентоспособности и поведении насекомых при спаривании; наличие данных о плотности популяции в период минимальной численности; наличие практического способа уменьшения плотности естественных популяций до уровня, при котором рационально вводить стерильных насекомых; наличие данных о скорости роста популяции, по которым можно рассчитать количество стерильных насекомых, необходимых для наводнения ими дикой популяции. Стоимость обычно используемых мер подавления плюс стоимость потерь от вредителя должна превышать стоимость работ по сокращению естественной популяции до уровня, пригодного для применения автоцидного метода, плюс расходы на выращивание, стерилизацию и выпуск требуемого количества насекомых. Если иммиграция насекомых сводит на нет усилия по истреблению, то стоимость мероприятий по поддержанию минимального уровня плотности популяций путем постоянных выпусков стерильных насекомых должна быть меньше расходов на защиту другими методами плюс стоимость дополнительных потерь за счет выпускаемых насекомых. Даже если сравнение расходов оказывается не в пользу метода выпуска стерильных насекомых, продолжение программы может быть оправданным в том случае, когда при использовании других методов подавления окружающей среде наносится больший ущерб. Выпускаемые стерильные насекомые не должны наносить повреждений растениям или скоту или создавать опасности для человека, которые перевешивали бы пользу от достигнутого или поддерживаемого подавления популяции вредителя.

Как показал Ниплинг (Knipling, 1960a, 1964, 1967), выпуск стерильных насекомых отличается от других методов подавления

вредителей тем, что его эффективность растет с уменьшением плотности популяции. Иными словами, чем ниже становится плотность диких популяций в районе выпуска, тем выше отношение числа стерильных к диким насекомым при данном количестве выпущенных насекомых. Но при всех своих преимуществах метод имеет некоторые ограничения. Например, его нельзя применять против насекомых, размножающихся партеногенетически. Кроме того, некоторые серьезные вредители встречаются в таких больших количествах и так широко распространены, что в настоящее время невозможно развести достаточные для наводнения естественной популяции количества стерильных насекомых. Однако другими способами сокращения популяций можно свести их численность к пригодной для применения автоцидного метода, и вместе с тем постоянно совершенствующаяся техника массового разведения, по-видимому, позволит вскоре получать насекомых в неограниченных количествах (Knipling, 1966; Gingrich, 1972; Davidson, 1974). Наконец, третий возможный выход — стерилизация дикой популяции прямо в поле (см. ниже обсуждение проблемы хемостерилизации).

Крайне успешная программа по истреблению мясной мухи, разумеется, вызвала широкий интерес к исследованиям в этой области, а также появление ряда подражательных или новаторских программ против других важных насекомых-вредителей. В основном они были направлены против насекомых, имеющих медицинское значение, особенно двукрылых (Pal, Whitten, 1974; International Atomic Energy Agency, 1975). Это объясняется тем, что формальная генетика двукрылых разработана лучше других (на комарах и дрозофиле), и тем, что первая программа с использованием генетического подхода была направлена против мясной мухи — двукрылого, имеющего медицинское значение. Некоторые успешные программы и исследования были основаны на том же методе выпуска стерильных насекомых, который уже проверен на *C. hominivorax,* а в других случаях применялись более совершенные методики, которые мы обсудим в следующих разделах.

Как уже было сказано, стерильность у мясных мух, предназначенных для выпуска, вызывали гамма-излучением от источника с ^{60}Co. Когда началась программа искоренения мясной мухи, облучение было единственным практическим способом вызвать стерильность (Muller, 1927; Bushland, Hopkins, 1951). Очень важно, чтобы после облучения стерилизованные особи полностью сохраняли свою конкурентоспособность по отношению к особям дикого типа, однако конкурентоспособность облученных насекомых обычно понижена (Proverbs, Newton, 1962; Knipling, 1967; Ducoff, 1972; Snow et al., 1972; Katiyar, Ramirez, 1972). Один из способов преодолеть эту трудность — увеличить количе-

ство выпускаемых стерильных насекомых (Rhode et al., 1961). В последнее время химическая стерилизация повсеместно стала заменять стерилизацию облучением (LaBrecque, 1961; LaBrecque, Smith, 1968; Crystal, 1972; Haniotakis, Galachtiou, 1973 и многие другие работы).

Хемостерилянты имеют то преимущество перед облучением, что их вредное влияние на продолжительность жизни и конкурентоспособность при спаривании менее вероятно. Есть даже данные, указывающие на то, что половая активность стерилизованных ими насекомых может быть выше, чем необработанных (LaBrecque et al., 1962). Хемостерилянты дешевле сложного оборудования, необходимого для облучения, и их легче использовать (James, 1972). Но при крупномасштабном применении с ними пока труднее добиться той стандартности результатов, какую дает облучение. Наибольшее потенциальное преимущество хемостерилянтов состоит в том, что их можно использовать для стерилизации диких насекомых в поле. Ниплинг (Knipling, 1959) обсуждает «добавочный эффект» этого метода по сравнению с его непосредственным инсектицидным. Насекомые, контактировавшие с хемостерилянтом, не только отстранены от размножения (что на популяционном уровне равносильно их уничтожению), но и уменьшают репродуктивный потенциал нестерильных особей, с которыми они спариваются. Если метод хемостерилизации войдет в практику, то дорогостоящее массовое разведение вредных насекомых для стерилизации облучением и выпуска может оказаться ненужным. К сожалению, почти все известные хемостерилянты либо просто ядовиты для человека, других высших животных или растений, либо, кроме этого, действуют еще и как стерилянты, мутагены и канцерогены (Campion, 1972; McDonald, 1974), так что в настоящее время нельзя допускать их широкого распространения в окружающей среде. Возможное решение проблемы — использование в поле комбинаций аттрактанта со стерилянтом. Вместо того чтобы доводить химикат до вредителя, можно привлекать вредителя к химикату, и тогда загрязнения среды не произойдет. Для привлечения диких популяций к стерилизующим соединениям применяют звук, свет (Grant et al., 1970), половые аттрактанты (Campion, Outram, 1967), пищевые аттрактанты (Luckman et al., 1967; Pausch, 1969) или аттрактанты, стимулирующие откладку яиц (Bracken, Maw, 1972, 1975). Но пока промышленный выпуск эффективных смесей-приманок с хемостерилянтами не налажен, и хемостерилянты используются лишь в лабораториях вместо радиации при массовом разведении стерильных насекомых.

В конечном счете, и радиация, и используемые сейчас хемостерилянты — лишь два разных средства для достижения одной цели: получения летальных доминантных мутаций в генетичес-

ком материале обработанных особей (т. е. стерильности). Однако существуют и другие пути, ведущие к этой цели. Известны еще два метода, основанные на других принципах, но теоретически дающие тот же результат. В одном из них в лаборатории генетическими методами создается линия насекомых, имеющая следующую особенность: при скрещивании самцов этой линии с дикими самками в потомстве оказываются только самцы. В результате массового размножения и выпуска таких самцов соотношение полов постепенно сдвинется настолько, что дикая популяция окажется на пороге вымирания. Уже получены линии комнатной мухи, потомство которых составляют исключительно самцы (Wagoner, Johnson, 1974). В другом методе используется своеобразный «полуфабрикат стерильности», так называемая «цитоплазматическая несовместимость» (Laven, 1974). Иногда при скрещивании между географически изолированными (аллопатрическими) популяциями одного вида (например, комара *C. pipiens* L.) потомства не образуется. Это бывает, если сперма одной линии по какой-то причине блокируется в яйцах другой линии и потому яйца не завершают развития до выхода личинки. Выпуск большого количества самцов, дающих в потомстве только самцов или обладающих несовместимостью, должен привести к тому же результату, что и выпуск искусственно стерилизованных самцов, за тем исключением, что конкурентоспособность, продолжительность жизни и общая жизнеспособность особей никоим образом не меняются.

Известны также и другие, менее изученные способы получения стерильных насекомых для выпуска. Денелл (Denell, 1973) получил у *Drosophila* мутацию, определяющую стерильность; судя по всему, сперме несущих ее самцов присуща цитоплазматическая несовместимость, рассмотренная Лавеном (Laven, 1974). Тепловая обработка куколок *Heliothis* spp. (Guerra, 1972) со стопроцентным выходом дает полностью конкурентоспособных стерильных взрослых самцов, в то время как яйца, личинки и куколки листовертки *Argyroploce leucotreta* Meyrick эффективно стерилизуются при низких температурах (Myburgh, 1965). Фотовспышка высокой интенсивности стерилизует комара *A. aegypti* (L.) и паразитического перепончатокрылого *D. fuscipennis* (Zetterstedt) (Riordan, 1964, 1966). Другой потенциальный способ производства стерильных насекомых для выпуска — использование гибридной стерильности (Davidson et al., 1970; Davidson, 1974; Proshold, LaChance, 1974; Manglitz, Russell, 1974). Для этого понадобилось бы только научиться выращивать в больших количествах особей двух родственных видов и скрещивать их. В исследуемых сейчас парах таких видов спаривание дает частично или полностью стерильное потомство, которое, впрочем, не изолировано репродуктивно от родительских видов. Таким обра-

зом, отпадает лишний, часто травмирующий насекомых этап — стерилизация. Кроме того, гибридные насекомые могут обладать гетерозисом, или гибридной мощностью, и быть более агрессивными и конкурентоспособными в природе, чем дикие, фертильные особи родительских видов. Еще один способ (Downes, 1959) предусматривает выпуск так называемых «сильных рас» непарного шелкопряда *P. dispar* из Азии для спаривания со «слабыми» североамериканскими расами. Появляющиеся в результате этого спаривания самки все являются интерсексами и стерильны; гибридные самцы фертильны, но передают стерильность половине самок в своем потомстве. Недавно показано, что при комбинации разных способов получения стерильных насекомых для массовых выпусков недостатки этой методики уменьшаются, а эффективность увеличивается. Комбинируются, например, низкие или высокие температуры и хемостерилянты (Crystal, 1973) либо гамма-излучение и хемостерилянты (Guerra, 1975).

4.3.1.3. Другие программы по выпуску стерильных насекомых

Мы завершим это обсуждение подавления вредных насекомых с помощью стерильных насекомых приведением нескольких других примеров программ, вызванных к жизни успешным истреблением мясной мухи. Ранней и успешной модификацией метода была работа Хорбера (Horber, 1963, 1968) в Швейцарии на майском хруще *M. vulgaris* F. Это насекомое имеет длинный (трехлетний) жизненный цикл, поэтому его трудно разводить в массовых количествах, хотя особей в состоянии диапаузы можно накапливать и хранить при 10°С больше года. Биология и распространение *M. vulgaris* характерны тем, что он живет в сравнительно изолированных местных популяциях и в определенные периоды самцы и самки разделены в местообитании благодаря своему поведению. Эти особенности позволяют оригинальным образом применить автоцидный метод. Из местных популяций-мишеней были собраны самцы, которых затем вместе с дополнительными самцами, собранными в других, так называемых «запасных» районах, стерилизовали излучением. После двух выпусков стерилизованных самцов с промежутком в три года местная популяция насекомого была успешно истреблена.

Другая успешная программа выпуска стерильных насекомых, уникальная по своей концепции, — это программа создания карантинного барьера против мексиканской плодовой мухи вдоль границы США с Мексикой (Christenson, 1966; Knipling, 1967; Proverbs, 1969). Мексиканская плодовая муха *Anastrepha ludens* (Loew) встречается в небольших количествах в северо-западных районах Мексики и представляет постоянную угрозу

для близлежащих садоводческих районов Калифорнии. До 1963 г. между двумя странами поддерживался барьер с помощью обычных опрыскиваний инсектицидами, но позже более эффективный барьер против проникновения мух был создан посредством выпуска особей, стерилизованных облучением или хемостерилянтами. Из-за сравнительно небольшого размера местной популяции требуется выпускать всего лишь несколько миллионов стерильных мух каждые две недели, и расходы на их производство в несколько раз меньше стоимости опрыскиваний инсектицидами.

Еще несколько программ по выпуску стерильных насекомых более обычны в том смысле, что они следуют теоретическим основам, методике и целям программы уничтожения мясной мухи. Они были успешными в разной степени. На острове Рота в Тихом океане была полностью уничтожена дынная муха *Dacus cucurbitae* Coquillett посредством выпуска за период около 10 мес 257 млн. стерильных мух. Перед этим популяцию сократили, проводя опрыскивания инсектицидом с аттрактантом (Steiner et al., 1965). После того как два тайфуна уничтожили на острове Гуам сельскохозяйственные культуры, на которых развелись мухи, и в результате этого популяции плодовой мухи *D. dorsalis* Hendel резко сократились, оставшихся вредителей удалось локализовать с помощью ловушек с приманками и уничтожить за счет наводняющего выпуска 36 млн. стерилизованных куколок (Steiner et al., 1970; Chambers et al., 1970). В борьбе с комарами *C. pipiens quinquefasciatus* Say метод хемостерилизации использовался с меньшим успехом (Davidson, 1974). Истребить комаров удалось только в одном небольшом эксперименте на мысе Сихорс-Ки во Флориде (Patterson et al., 1970). Попытка истребить бражника *M. sexta* (L.), вредителя табака, на острове Вьекес в Карибском море не удалась, видимо, из-за того, что у стерилизованных облучением самцов бражника уменьшилась способность к ориентации на феромон с целью поиска самки (Cantelo et al., 1973). Большего успеха, вероятно, можно добиться при облучении на стадии более поздней куколки. В провинции Британская Колумбия (Канада) и в штате Вашингтон (США) несколько лет проводились параллельные программы выпуска стерильных насекомых для подавления яблонной плодожорки *L. pomonella* (L.) в садах этого района (Proverbs, 1971, 1974; White et al., 1973). Во многих случаях результаты были по крайней мере не хуже тех, каких достигали с помощью инсектицидов (Butt et al., 1970). Получены ободряющие результаты в подавлении малой коровьей жигалки *H. irritans* (L.) с помощью выпуска стерильных особей в полуизолированной плотной популяции в Техасе (Eschle et al., 1973). В последующих экспериментах в более крупной неизолированной популяции численность мух сократилась почти на 90% (Kunz et al., 1974).

Мы привели всего лишь несколько примеров многократных и разнообразных приложений изучаемого сейчас принципа индуцированной стерильности для подавления вредных насекомых. У метода, использующего этот принцип, определенно блестящее будущее.

4.3.2. Другие методы генетического воздействия на популяции вредителей

Обсуждавшееся в предыдущем разделе применение индуцированной стерильности — самая простая форма генетического подавления вредителей. Предложен целый ряд более сложных, тонких и изящных способов использования генетической структуры насекомого против него самого. Некоторые из них — просто варианты дальнейшего развития принципа выпуска стерильных самцов, другие основаны на совершенно иных концепциях. Часть способов уже проверена в экспериментах, другие пока основаны только на предположениях. На нескольких примерах мы покажем здесь широту и возможности этой области исследований.

4.3.2.1. Уменьшение генетической приспособленности

Главная особенность, отличающая метод выпуска стерильных насекомых от других генетических методов подавления вредных насекомых, состоит в том, что полная стерильность не может наследоваться. В других методах используются различные вредные гены, которые при введении в дикие популяции и распространении в них уменьшают их генетическую приспособленность. Мы уже касались одного такого метода — выпуска насекомых генетической линии, самцы которой несут фактор производства в потомстве самцов. Хотя конечный результат при его применении примерно тот же, что и при выпуске стерильных насекомых, фактор производства самцов передается из поколения в поколение, постепенно уменьшая репродуктивную способность популяции по мере того, как количество появляющихся самок становится все меньше.

Недавно приобрел признание, особенно для борьбы с Lepidoptera, способ, являющийся модификацией исходного метода Ниплинга, — выпуск частично стерильных насекомых (Knipling, 1970; Smith, von Borstel, 1972; North, 1975). Опыт, накопленный при использовании метода выпуска стерильных насекомых, показал, что высокие дозы радиации или различных стерилизующих агентов в общем оказывают неблагоприятное действие на поведение и конкурентоспособность при спаривании многих видов насекомых. Особенно трудно добиться полной стерильности с минимальным вредным эффектом на чешуекрылых. Провербс, ви-

димо, первым заметил (Proverbs, 1962), что более низкие, недостаточные для полной стерилизации дозы радиации приводят к тому, что выжившее первое поколение потомства обработанных яблонных плодожорок состоит в основном из стерильных самцов. Такой отсроченный наследуемый эффект стерилизации был отмечен и у других Lepidoptera (Walker, Quintana, 1968; Stimmann, 1971; Cheng, North, 1972; Bariola et al., 1973; North, 1975). На основе наблюдений Бауэра (Bauer, 1967) была открыта хромосомная основа этого явления (Walker, Quintana, 1968) и предложен способ применить это открытие для подавления вредных насекомых (North, Holt, 1968, 1971). Ниплинг (Knipling, 1970) дал обзор концепции наследуемой частичной стерильности и теоретически оценил ее эффективность на практике. Вызвать стерильность у Lepidoptera особенно трудно потому, что их хромосомы не имеют выраженной центромеры. Подобный тип строения хромосомы найден еще только у Homoptera и Hemiptera, которые также должны оказаться устойчивыми к стерилизации (North, Holt, 1970). Короче говоря, радиация вызывает в хромосомах такого типа не потерю генетического материала при следующем клеточном делении (летальную доминантную мутацию), как у других насекомых, а лишь его пространственную перестройку (транслокацию). Репродуктивная способность насекомых с транслокациями понижена. На основе теории и экспериментов ряд авторов сделали вывод, что выпуск насекомых с такой наследуемой стерильностью должен быть гораздо более эффективным при подавлении чешуекрылых, чем выпуск совершенно стерильных особей (North, Holt, 1968, 1971; Knipling, 1970; Proverbs, 1971).

Систему подавления вредителей с использованием хромосомных транслокаций еще в 1940 г. предложил А. С. Серебровский. Кертис (Curtis, 1966) заново открыл эту возможность и предложил реализовать ее для подавления мух цеце *Glossina* spp. Метод основан на массовом разведении линии насекомых, гомозиготной по индуцированной транслокации. Гомозиготы по транслокации, если они жизнеспособны, обычно полностью фертильны, а гетерозиготы часто полустерильны. Выпуск большого количества гомозигот с транслокацией в дикую популяцию приведет к тому, что после многих спариваний образуется полустерильное гетерозиготное потомство и общая фертильность популяции уменьшится. По причинам, которые мы не можем здесь обсуждать (Smith, von Borstel, 1972), фертильность популяции, как правило, будет минимальной, когда количество особей линии с гомозиготной транслокацией равно количеству особей гомозиготной дикой линии. Чтобы поддерживать равновесие в естественной популяции, пришлось бы следить за генофондом и по мере необходимости вводить в него подходящий набор хромосом. Присутствие множе-

ственных хромосомных транслокаций может уменьшить приспособленность гетерозигот еще больше, чем присутствие отдельных транслокаций, и тогда теоретически плодовитость сведется к нулю (Curtis, Robinson, 1971). Сейчас этот метод разрабатывается для использования против ряда насекомых, в том числе комнатной мухи (Wagoner et al., 1969), нескольких видов комаров (Whitten, 1971a; Rai, McDonald, 1971; Laven et al., 1972; Laven, 1974) и мух цеце *Glossina* (Curtis, Hill, 1968, 1971).

Недавно вызвала значительный интерес генетическая регуляция другого типа, о возможности которой писал Ниплинг (Knipling, 1960a), — введение в дикую популяцию различных условно-летальных мутаций. Их введение позволяет особи выжить в одной среде, но приводит к летальному исходу в другой. Смит и фон Борстел (Smith, von Borstel, 1972) назвали этот метод «генетической бомбой замедленного действия». У различных видов насекомых найдены и описаны и доминантные, и рецессивные условно-летальные факторы, причем первые из них кажутся наиболее пригодными для применения с целью подавления вредителей. Могут быть использованы такие факторы, как чувствительность к холоду или теплу, потеря способности образовывать кокон или использовать естественную пищу. Но основное внимание уделяется географической изменчивости в отношении способности насекомого переходить в состояние диапаузы (Hogan, 1966; Masaki, 1968; Klassen et al., 1970 a, b; Wehrhahn, Klassen, 1971). Например, австралийский сверчок *Teleogryllus commodus* (Walker) в южной части своего ареала проводит холодные зимние месяцы только в стадии диапаузирующих яиц (Hogan, 1966). Но его северные популяции дают яйца, не способные к диапаузе, и если самцы с севера спариваются с южными самками, то те откладывают яйца, не способные к диапаузе. Наводнение южной популяции специально размноженными самцами северной линии, несущими фактор производства недиапаузирующих яиц (по-видимому, доминантный), должно сильно уменьшить приспособленность популяции к холодному климату, однако для практического применения метода требуется еще решить проблемы, связанные с механизмами экологической изоляции популяций (Hogan, 1974). Классен и др. (Klassen et al., 1970a, b) дают в своих работах расчеты и приводят аргументы в пользу возможности применения подобного метода для подавления хлопкового долгоносика *A. grandis*. В этом случае эффективность проникновения вредного фактора в дикую популяцию можно увеличить в сто раз, если его генетически сцепить с фактором устойчивости к инсектициду (Wehrhahn, Klassen, 1971). Тогда для получения эффективного подавления насекомого понадобится выпустить гораздо меньше выращенных особей. Давление отбора, приложенное к дикой популяции путем повторных обработок инсектицидом, будет спо-

собствовать быстрому распространению в популяции полезного гена устойчивости к этому инсектициду. Если такой ген прочно сцеплен с геном отсутствия диапаузы, то оба они с большой скоростью распространятся в популяции. При наступлении холодной погоды вся популяция, несущая доминантный условно-летальный ген отсутствия диапаузы, погибнет.

Быстрое включение в генофонд условно-летального гена благодаря его сцепленности с полезным геном по своему эффекту сходно с явлением мейотического дрейфа, как его определяют Сэндлер и Новицкий (Sandler, Novitski, 1957). Согласно этому определению, мейотический дрейф — это «любое изменение нормального процесса мейоза, в результате которого гетерозиготная особь с двумя аллелями дает функционирующие гаметы с численным превосходством одной аллели». Теоретически для наводнения популяции достаточно выпуска небольшого количества особей из линии с таким нарушением, но более многочисленный выпуск ускорит процесс. Кроме только что описанной системы с устойчивостью к инсектициду найдено еще несколько систем, обладающих эффектом мейотического дрейфа. Например, Хики и Крэйг (Hickey, Craig, 1966) описали у комара *A. aegypti* мутацию, искажающую соотношение полов. При скрещивании самцов, несущих мутантный фактор, с самками практически любого генотипа в потомстве очень велика доля самцов (до 90%). Такой фактор может быть полезен уже сам по себе, особенно в случае вредителя, у которого самки передают какую-либо болезнь, так как он способствует уменьшению размера популяции самок. Его, кроме того, можно использовать для внедрения в популяцию вредных сцепленных с полом мутаций в хромосоме, нарушающей расщепление. У *A. aegypti* существует рецессивная сцепленная с полом мутация, вызывающая стерильность самок и дающая цветной маркер — бронзовую окраску тела. Вводя ее вместе с мутацией нарушения соотношения полов, можно быстро уменьшить приспособленность дикой популяции (Craig, Hickey, 1967). Другой полезный сцепленный с полом рецессивный фактор делает невозможным заражение его носителя микроорганизмами, патогенными для человека, так что его можно использовать для уничтожения способности диких популяций переносить болезнь (Davidson, 1974).

Как уже было сказано, массовый выпуск линии насекомых, гомозиготных по вызванной транслокации, можно использовать для внесения в популяцию и распространения в ней условно-летальных мутаций (Curtis, 1968; Whitten, 1971b). Наибольшее снижение общей плодовитости транслокационные гомозиготы дают, если в полевой популяции они присутствуют в количестве, примерно равном количеству особей дикого типа. Но это равновесие приходится искусственно поддерживать, так как гетерози-

гота по транслокации полустерильна, а значит, менее приспособлена, чем любая из двух гомозигот. Если обе гомозиготы (и дикая, и транслокационная) одинаково приспособлены, то более частый тип хромосомы постепенно заменит другой в популяции (Серебровский, 1940; Curtis, Hill, 1968). Хотя может установиться временное равновесие с частотой обеих гомозигот по 50%, случайные смещения в ту или иную сторону через некоторое время вызовут процесс отбора, приводящий к полному вытеснению одной гомозиготы другой. Если принять, что сдвиг идет в сторону введенной транслокационной гомозиготы, и если мы заранее смогли ввести условно-летальный признак в хромосому с транслокацией, то новая популяция с транслокацией полностью погибнет при возникновении неблагоприятных для нее условий. Примеры возможного использования такого механизма предложили Вагонер (Wagoner, 1968), Кертис (Curtis, 1968), Уиттен (Whitten, 1971b) и Фитц-Ирл и др. (Fitz-Earle et al., 1973). Эта система делает полезными рецессивные условные летали, ранее не интересовавшие исследователей потому, что без такого движущего механизма они не способны в сколько-нибудь заметной степени распространиться в естественной популяции. Ла Чанс и Ниплинг (LaChance, Knipling, 1962) и Мак-Доналд (McDonald, 1970) обсудили несколько потенциально полезных рецессивных условно-летальных мутаций. Так, в дикую популяцию можно быстро ввести температурочувствительные мутации, подобные тем, которые были обнаружены у *M. domestica* (McDonald, Overland, 1972) или *D. melanogaster* (Suzuki, 1970), и генетически неприспособленная популяция погибнет при возникновении неблагоприятных температурных условий.

4.3.2.2. Увеличение чувствительности к пестицидам

Другой заслуживающий особого упоминания аспект генетического вмешательства в популяции вредителей — это концепция увеличения чувствительности вредителя к пестицидам. Основной автор этой идеи — Уиттен разработал ее на австралийской мясной мухе *Lucilia cuprina* Weidemann (Whitten, 1970, 1971b). Вероятнее всего, метод, использованный им, окажется полезным и для других видов.

Уиттен полагает, что с помощью генетической регуляции можно уменьшить частоту гена устойчивости к инсектициду в естественной популяции *L. cuprina*. Например, диэлдрин эффективно подавлял муху до 1956 г., когда появился ген, обусловливающий очень высокую устойчивость к нему (Shanahan, 1961). Частота этого гена быстро возросла от величины, близкой к нулю, до почти 100%, и хотя диэлдрин больше не применяется, ген продолжает существовать в природе с достаточно высокой частотой, и поэ-

тому новое применение этого инсектицида бесполезно. Прежде всего стоит задать вопрос, разумно ли было широкое применение такого высокотоксичного и устойчивого соединения, как диэлдрин. Но даже если сейчас отвлечься от него, следует отметить, что и в других районах нечто подобное произошло с другими, более безопасными инсектицидами. Вместо того чтобы для получения того же уровня подавления увеличивать дозу или частоту обработки до неразумных пределов или заменять пестицид новым, требующим больших расходов на разработку и, вероятно, более токсичным, не лучше ли сделать устойчивую популяцию снова чувствительной?

Как мы видели, для этого есть соответствующие методы. Уиттен (Whitten, 1970, 1971b) считает, что можно быстро заменить дикий ген устойчивости геном чувствительности, использовав линию (или даже несколько линий) с хромосомными транслокациями. Возможно применение и других методов, основанных на мейотическом дрейфе. Не исключено, что удастся не только сделать насекомых снова чувствительными к тем соединениям, устойчивость к которым они приобрели, но и вызвать у них чувствительность к простым соединениям, никогда ранее не применявшимся в качестве пестицидов.

4.3.3. Конкурентное вытеснение

Конкурентным вытеснением называется явление, при котором один вид насекомых (или других организмов) посредством конкуренции вытесняет или истребляет другой вид в природе на большом пространстве. Для этого явления вовсе не обязательно намеренное вмешательство человека в генетические процессы, в принципе оно основано на генетических различиях (естественных или искусственных) между двумя видами. Концепция конкурентного вытеснения тесно связана с принципом Гаузе, согласно которому разные виды, занимающие идентичные экологические ниши (т. е. экологические гомологи), не могут неопределенно долго сосуществовать в одном местообитании (Гаузе, 1934). Экологическая ниша — это не просто место, где обитает организм; в это понятие входит также совокупность всех условий, необходимых виду для выживания и размножения. Конкуренция между экологическими гомологами не обязательно включает бои между ними или взаимное хищничество. На самом деле два вида даже не обязательно вступают в прямой контакт. Для конкурентного вытеснения достаточно, чтобы двумя видами совершенно одинаковым образом использовался какой-то критический ресурс (или несколько ресурсов), например пища, и чтобы один вид имел какое-то присущее ему (генетическое) преимущество над другим в использовании этого ресурса.

По концепции конкурентного вытеснения в целом существует несколько хороших обзоров (DeBach, Sundby, 1963; DeBach, 1964с, 1966; National Academy of Sciences, 1969а), здесь же она нас интересует с точки зрения ее применимости к подавлению вредных насекомых. Большинство примеров, рассмотренных в этой главе, основаны на своеобразном внутривидовом конкурентном вытеснении, при котором специально размноженная генетическая линия какого-то вредного насекомого выпускается в естественную популяцию с целью затопить и вытеснить дикую линию. Вот почему исследователей всегда волнует конкурентоспособность выпускаемых насекомых. Во многих из наших примеров конкуренция между линиями идет на репродуктивном или генетическом уровне, и общая приспособленность в экологической нише часто определяется активностью размножения. В этом отношении особенно стоит вспомнить примеры, в которых используются явления мейотического дрейфа. Например, хлопковые долгоносики, несущие ген (или гены) устойчивости к инсектициду, быстро распространяют этот ген в естественной популяции, подвергающейся сильному давлению отбора при воздействии инсектицида (Wehrhahn, Klassen, 1971). Введенная устойчивая генетическая линия более приспособлена к существующей экологической нише и поэтому вытесняет дикий тип. Если выпущенные долгоносики несут также доминантный условно-летальный наследственный фактор, вызывающий отсутствие диапаузы, то равновесие нарушается при наступлении холодной погоды, вся популяция оказывается неприспособленной и гибнет. Вспомним также работы Уиттена (Whitten, 1970, 1971b) об увеличении чувствительности к пестицидам или предложения Кертиса (Curtis, 1968) и Дэвидсона (Davidson, 1974) заменить линии комаров, способные переносить возбудителей болезней, другими, не обладающими такими способностями. Фостер и Гэллан (Foster, Gallun, 1972) показали в своих экспериментах, что раса гессенской мухи *M. destructor* с Великих равнин Северной Америки, несущая доминантные гены авирулентности, может быть эффективно использована для массового выпуска и вытеснения восточных рас, в норме поражающих сорта пшеницы, выращиваемые в штате Индиана. Смит и фон Борстел (Smith, von Borstel, 1972) предложили вывести в лаборатории линию растительноядного вредителя, особи которой обычному хозяину — культурному растению — будут предпочитать вредное растение или сорняк. При массовом выпуске такой новой линии дикая популяция может быть вытеснена и вредитель превратится в полезное насекомое.

Подобные примеры внутривидового конкурентного вытеснения еще далеки от практической реализации. В подавлении вредителей более вероятно применение межвидовой конкуренции. В общем, можно выделить четыре типа методов конкурентного вы-

теснения, используемых для подавления вредителей. В первом из них безвредному виду (или группе видов) из пары симпатрических экологических гомологов прямо помогают вытеснить вредный вид, выпуская большие количества выращенных в лаборатории особей безвредного. В методах второго типа изменяют условия в местообитании и тем самым косвенным образом помогают симпатрическому безвредному виду вытеснить вредителя, если полной экологической гомологии между ними мешает только какой-то лимитирующий фактор среды, поддающийся изменению. Такой случай отмечен Эйткеном и Трапидо (Aitken, Trapido, 1961) на Сардинии. В результате нескольких лет борьбы обычными методами переносчик малярии *Anopheles labranchiae* Falleroni был вытеснен не переносящим малярию комаром *Anopheles hispaniola* (Theobold). *A. labranchiae* стал редким, а *A. hispaniola* процветал. Новый доминирующий вид *A. hispaniola,* видимо, потому смог заполнить нишу, из которой насильно был вытеснен *A. labranchiae,* что и личинки, и имаго безвредного вида по образу жизни слегка отличаются от особей вредного; это различие позволило им выжить в условиях принятых мер по истреблению насекомых. Подобное же вытеснение вида — переносчика малярии безвредным видом того же рода *Anopheles* наблюдалось также в восточной Африке (Gillies, Smith, 1960).

Третья, наиболее часто рассматриваемая возможность применить явление конкурентного вытеснения для подавления вредителя — это ввоз и акклиматизация аллопатрических безвредных конкурентов. Пример такой программы — экспериментальная работа Фурмана и др. (Furman et al., 1959), которые показали, что *Hermetia illucens* (L), не приносящая особого вреда муха из семейства львинок, в полевых опытах вытесняет *M. domestica,* по-видимому, за счет конкуренции личинок за пищу. Тингл и др. (Tingle et al., 1975) недавно описали случай такой конкуренции, обнаруженный в природе. Другие насекомые-копрофаги тоже могут оказаться полезными; не исключено, что полезных экологических гомологов можно найти не только в том же роде, как в случае комаров *Anopheles,* или в том же отряде, как в случае мух. Из Африки в Австралию завезли несколько видов крупных безвредных навозников (Scarabaeidae) с целью избавиться от огромных накоплений навоза крупного рогатого скота, которые остаются на обширных австралийских пастбищах (Waterhouse, 1974). Местные виды жуков-навозников приспособлены к питанию пометом местных сумчатых и не могут использовать навоз завезенных европейских травоядных животных. В накапливающемся навозе сильно размножались мухи *Musca vetustissima* Walker и *H. irritans exigua* (De Meijere), которые стали приносить большой вред. Первые результаты показывают, что ввезенные навозники — крайне успешные конкуренты. В некоторых

опытах они сокращали количество вылетающих из коровьего навоза мух на 80—100% (Bornemissza, 1970). Кроме того, они ограничили размножение гельминтов — кишечных паразитов скота, живущих часть своего жизненного цикла в навозе. Меррит (Merritt, 1975) обнаружил, что другой представитель скарабеид, *Aphodius fimetarius* (L.), сократил выход жигалок и *Musca autumnalis* DeGeer из коровьего навоза в Калифорнии.

К группам насекомых, которые должны быть особенно чувствительны к вытеснению конкурентными видами, относятся различные кровососущие мухи, мошки и комары, чьи неполовозрелые стадии живут в воде или в почве. У этих насекомых причиняют беспокойство, наносят повреждения или переносят возбудителей болезни взрослые особи; однако не стоит пытаться усиливать конкуренцию на этой стадии их жизненного цикла. И хотя на стадии личинки они обычно безвредны, именно в этот период можно найти экологические гомологи, которые конкурировали бы с ними и в конце концов вытесняли их. Например, синантропные кровососущие мухи могли бы вытесняться видами, не нападающими на человека, но успешно конкурирующими с личинками вредных мух в общем для них местообитании (Beirne, 1960). Подобным же образом переносчики болезней из рода *Hippelates* (сем. Chloropidae) могут быть вытеснены другими видами из района Карибского моря, не нападающими на человека (Legner, 1970). Габлер (Gubler, 1970) предположил, что *A. polynesiensis* Marks, основной переносчик непериодического филяриаза, вызываемого нитчаткой Банкрофта в южной части Тихого океана, может быть вытеснен в природе более «мощным» аллопатрическим комаром *A. albopictus Skuse,* не переносящим возбудителя болезни. Проведенные затем исследования подтвердили реальность этой идеи (Rozeboom, 1971; Gubler, 1971; Lowrie, 1973).

Рассмотрим, наконец, еще один, наиболее спорный из предлагаемых подходов к подавлению вредителей путем конкурентного вытеснения. Он состоит в выпуске потенциально вредного насекомого с целью вытеснить его экологического гомолога — уже акклиматизировавшегося вредителя. Такой подход применим только в очень специфических ситуациях (DeBach, 1964c). Например, мог бы оказаться полезным интродуцированный вид, который вытеснял бы местного вредителя, но не выживал бы здесь в наиболее холодный или засушливый сезон. После выполнения своей задачи завезенный вид должен вымереть, и ввоз его прекращают. Более совершенный вариант этого подхода — вытеснение вредителя, не поддающегося подавлению известными методами борьбы, его экологическим гомологом, который в других районах поддается истреблению или биологическому подавлению. Например, круглая апельсиновая щитовка *C. aonidum* (L.) была подавлена везде, куда завезли ее паразитоида *A. ho-*

loxanthus DeBach (National Academy of Sciences, 1969b). *C. aonidum,* завезенная в новую для нее страну, успешно вытесняет другую щитовку, например *Chrysomphalus dictyospermi* (Morgan), а затем первую подавляют путем интродукции *A. holoxanthus.* Еще одна возможность — вытеснение какого-либо вида плодовой мухи гомологичным видом, поддающимся истреблению методом выпуска стерильных насекомых.

Применение принципа конкурентного вытеснения имеет две стороны. Наряду с преимуществами, которые оно дает, возникает опасность превращения интродуцированного экологического гомолога в более серьезного вредителя, чем тот, которого он вытеснит. Понятно, что число случаев и ситуаций, в которых применим этот метод, ограничено, и поэтому к выбору их надо подходить очень осторожно. Прежде чем применять его в поле, необходимо накопить подробную информацию по экологии, а также провести эксперименты в лаборатории и на опытной установке. Предосторожности должны быть примерно такими, как при ввозе растительноядных насекомых для биологического подавления сорняков (Harris, 1971).

Независимо от того, будем ли мы активно использовать принцип конкурентного вытеснения для истребления вредителей или нет, следует учитывать его существование и следствия. Сейчас доказано на практике, что соответствующие изменения в генетическом материале насекомого-вредителя ведут к истреблению его популяции, и, следовательно, вполне возможно независимое от нашей воли вытеснение одного вида другим. Что же будет с экологической нишей, освободившейся после того, как мы истребим вид, ее занимавший? Останется ли она незанятой? Будут ли ее ресурсы разделены и присвоены соседями по местообитанию? Или ее займет новый и, может быть, более опасный вредитель? Существует и еще одна возможность: либо в ходе естественного процесса (Aitken, Trapido, 1961), либо благодаря целенаправленным усилиям человека вредителя заменит в его нише другой, сравнительно безвредный вид. Мы должны помнить о явлении вытеснения видов, поскольку в наших интересах обеспечить занятие свободной экологической ниши безвредным видом. Другие экологические аспекты истребления насекомых рассматриваются в статье Де Баха (DeBach, 1964c), к которой мы и отсылаем читателя.

4.3.4. Генетическое усовершенствование полезных организмов

Возможны два подхода к генетическому усовершенствованию полезных организмов: 1) повышение генетического разнообразия, 2) искусственные скрещивания и селекция.

Важность первого подхода впервые отметил Клаузен (Clausen, 1936), указавший, что биологические особенности и адап-

тивные способности полезных организмов не обязательно одинаковы на всем их ареале. В связи с этим он предложил максимально использовать имеющееся разнообразие, интродуцируя полезный вид из множества разных районов и обеспечивая тем самым наибольшие шансы на получение эффективной линии, хорошо приспособленной к новым условиям среды. Это еще важнее, если для условий, в которых обитает вредитель в этой среде, характерно большое разнообразие. Симмондс (Simmonds, 1963) далее расширил эту идею и подверг критике второй метод улучшения — скрещивание и селекцию, защищавшийся Де Бахом (DeBach, 1958b). Как мы уже видели (разд. 2.3.3.3), большие споры вызвал вопрос о том, стоит ли добиваться генетического разнообразия в популяции полезных организмов, и если стоит, то как (DeBach, 1965; Wilson, 1965; Force, 1967; Remington, 1968; Levins, 1969; Whitten, 1970). Тем не менее все согласны, что в прошлом биологический метод был слишком эмпирическим и слишком мало внимания уделялось генетической структуре используемых полезных организмов. В будущем следует уделить больше внимания генетическим принципам, и это позволит получать максимальную выгоду от попыток колонизации — как удачных, так и неудачных. Недавний пример такого внимания к генетическому подходу — работа Тауберов (Tauber, Tauber, 1975), в которой даются критерии для отбора наиболее пригодных для использования в биологическом подавлении вредителей биотипов обыкновенной златоглазки *C. carnea*.

Второй подход к улучшению полезных организмов для использования в биологическом подавлении вредных насекомых — искусственное скрещивание и селекция с целью улучшения приспособленности к условиям нового местообитания. Хотя идея эта была выдвинута не менее 60 лет назад (Mally, 1916), ее развитие остается на стадии предположений и гипотез. Она основана на том, что аналогично успешному выведению путем селекции улучшенных сортов культурных растений и пород домашних животных возможно улучшение тем же методом паразитоидов, хищников и возбудителей болезней насекомых. Если в первом методе генетического усовершенствования разнообразный генофонд подвергают действию внешней среды с тем, чтобы после колонизации под действием естественного отбора выявилась наиболее приспособленная линия, то во втором методе приспособленность насекомых улучшают в лаборатории с помощью искусственного отбора еще до колонизации. Симмондс (Simmonds, 1963) и Мессенджер и ван ден Бош (Messenger, van den Bosch, 1971) указали на некоторые недостатки лабораторной селекции и трудности в ее реализации. Естественные местообитания чрезвычайно сложны и разнообразны, и иногда в лаборатории просто невозможно точно определить, к каким именно факторам полез-

ный вид плохо адаптирован, и, следовательно, эти факторы невозможно исследовать в лаборатории. В силу того что наследование желательных признаков полезных организмов изучено еще недостаточно, целенаправленное выведение улучшенных сортов и пород пока является сложной и трудоемкой задачей. Чтобы обеспечить большой набор полезных признаков, на котором можно основывать селекцию, необходимо получить достаточно широкое генетическое разнообразие. Следует также учесть возможность накопления вредных признаков, ненамеренно отбираемых вместе с желательными. Наконец, сохранит ли полученная и выпущенная подходящая линия свои характеристики в естественных условиях или вернется к дикому типу? Не исключено, что естественный отбор самостоятельно формирует наиболее приспособленную линию, независимо от всех усилий, затраченных (возможно, напрасно) в лаборатории до выпуска.

Некоторые исследователи проводили селективное разведение полезных организмов с определенным успехом. Но большая часть генетических приемов оказалась весьма полезной лишь при лабораторном разведении, а при использовании их в поле для улучшения подавления вредителей достижения были незначительные. В классической работе такого рода Уилксу (Wilkes, 1942) удалось выявить температурное предпочтение некоторых линий паразитоида из эулофид *D. fuscipennis* при откладке яиц: особи одной линии откладывали яйца при 9°С, а особи другой — при 25°С. Позже Уилкс (Wilkes, 1947) улучшил лабораторную линию *D. fuscipennis*. Эта линия имела удвоенное среднее количество потомства на самку, меньшее количество стерильных самцов в потомстве (2% по сравнению с 35%) и меньшую вариабельность в развитии, откладке яиц и продолжительности жизни имаго. Симмондс (Simmonds, 1947) также достиг определенных успехов, выведя линию ихневмониды *Mastrus* (=*Aenoplex*) *carpocapsae* (Cushman), дающую в потомстве много самок. Уркихо (Urquijo, 1951) вывел линию *T. minutum* (Riley) с повышенной способностью к поиску хозяина, а Аллену (Allen, 1954, 1958) удалось расширить круг предпочитаемых хозяев ихневмониды *Diadegma* (=Horogenes) *molestae* (Uchida), в норме живущей на *Grapholitha molesta* (Busck), введя в состав хозяев легко выращиваемую в лаборатории картофельную моль *P. operculella* (Zeller). Это позволило облегчить массовое разведение паразитоида. Полученная линия *D. molestae* оказалась в 24 раза более эффективной на *P. operculella,* чем исходное насекомое.

Для успешного применения полезных организмов в целях подавления вредителей в рамках популярного сейчас рационального использования природных ресурсов, как правило, требуется, чтобы биотические агенты были совместимы с химическими пестицидами. Чаще всего эта цель достигается применением быст-

ро разлагающихся или избирательно действующих инсектицидов. Но возможен и другой подход — выведение устойчивых к инсектицидам линий паразитоидов и хищников. Полезные насекомые вряд ли физиологически менее способны к развитию такой устойчивости, чем вредители (Ferguson, 1969). И все же Крофт и Браун (Croft, Brown, 1975) смогли привести примеры устойчивости к инсектицидам у 224 вредителей и всего менее чем у десятка их естественных врагов. Получение устойчивой к инсектицидам линии паразитоида для выпуска в поле имело бы большое практическое значение. Первую такую попытку сделали Пислоу и Глассер (Pielou, Glasser, 1951) с *Macrocentrus ancylivorus* Rohwer. К 19-му поколению при селекции была достигнута максимальная устойчивость — в 12 раз выше нормальной, но в последующих поколениях она постепенно падала и совсем исчезла, когда было снято давление отбора — прекращена обработка ДДТ (Robertson, 1957). Более поздняя попытка получить устойчивые к пестициду линии паразитоида хлопкового долгоносика *B. mellitor* Say была еще менее успешной (Adams, Cross, 1967). Наиболее известный и пока единственный случай успешного применения в поле устойчивых к пестициду биотических агентов относится к двум видам клещей-фитосейид — *Thyplodromus occidentalis Nesbitt* и *Amblyseius fallacis* (Garman). Оба они специализированные хищники паутинных клещиков на листопадных фруктовых деревьях (Croft, Brown, 1975). У этих видов устойчивость возникла в результате естественного отбора в поле, но оба они широко перевозились и расселялись (Croft, Barnes, 1972; Meyer, 1975; Croft, Brown, 1975). Интересное осложнение при использовании устойчивых к пестицидам полезных организмов отмечено Фергюсоном (Ferguson, 1969) в случае с гамбузией *G. affinis*. Устойчивые к эндрину гамбузии выносят значительные концентрации этого инсектицида в своем теле без ущерба для себя, но чувствительные рыбы в той же воде погибли через два дня, а различные более крупные позвоночные, которые потенциально могут потреблять гамбузию, погибли через 24 ч после того, как им насильно скормили рыбу, содержащую инсектицид.

Недавно Уайт и др. (White et al., 1970) получили линии паразитоида щитовок *A. lingnanensis* Compere с генетически обусловленной приспособленностью к экстремальным значениям температуры. При этом была отмечена повышенная жизнеспособность паразитоида, которую оценивали по продолжительности жизни имаго. Были получены линии *A. lingnanensis* с улучшенной толерантностью к высоким температурам, низким температурам и к перемене температуры от крайне высоких значений к крайне низким и обратно.

Полезные микроорганизмы тоже были объектом исследований по генетическому улучшению. Бриггс (Briggs, 1963) обсудил

промышленное производство патогенов насекомых и важность отбора штаммов, не только подходящих для массового разведения, но и обладающих благоприятными характеристиками, например быстрым развитием в хозяине или повышенной вирулентностью. Айзава и Фудзийоси (Aizawa, Fujiyoshi, 1968) указали на затруднения, связанные с использованием *B. thuringiensis* в странах, где имеется шелководство, так как эти бактерии патогенны для шелковичного червя. Они попытались вывести штамм *B. thuringiensis*, который был бы малотоксичен для шелковичного червя, но сохранял бы вирулентность к вредителям. Частично им это удалось с помощью облучения ультрафиолетом и, возможно, фаговой конверсии. Подобным образом были получены и выделены другие мутанты этой бактерии, обладающие повышенной вирулентностью к их обычным хозяевам (Aizawa, 1971). Серотипы *B. thuringiensis* теперь так многочисленны и разнообразны, что по мере необходимости можно получать бактериальные препараты, «сделанные по мерке» на того или иного чувствительного вредителя (Heimpel, 1972). Евлахова и Швецова (Evlakhova, Chvetzova, 1964) и ряд других советских исследователей (см. Aizawa, 1971) подвергли ассоциированные с насекомыми грибы действию инсектицидов, излучения и химических мутагенов, а затем отбирали получавшиеся при этом штаммы с повышенной вирулентностью. Робертс (Roberts, 1968) предлагает получать штаммы грибов, подходящие для подавления вредителей, воздействуя на геном (в том числе используя рекомбинацию генов). Он предложил определить важные патогенные характеристики грибов, а затем разработать тесты на эти характеристики in vitro. Этим методом можно будет, например, вывести мутанты, чьи споры будут прорастать либо при более низкой относительной влажности, либо при иных температурах, чем споры дикого типа. Можно будет также получить штаммы, характеризующиеся повышенным производством токсина или способностью лучше проникать через кутикулу. Затем посредством рекомбинации генов можно будет собрать все эти полезные признаки в одном штамме. В литературе очень мало сведений об успехах в улучшении вирусов насекомых посредством мутаций и отбора или хотя бы о попытках сделать это (Smith, 1967). В природных популяциях насекомых существуют штаммы вирусов разной вирулентности, пригодные для селекции как многообещающие биологические агенты, но в лаборатории свойства вирусных штаммов оказались очень непластичными (Aizawa, 1971) Отбирая вирусы из личинок, погибших первыми в каждом поколении после заражения, удалось получить штамм вируса ядерного полиэдроза пилильщика *N. swainei* Middleton (Smirnoff, 1961). Некоторые исследователи обнаружили, что более вирулентные штаммы вирусов можно отбирать, основываясь на форме полиэд-

рических телец включений (Hukuhara, 1968). Смирнов (Smirnoff, 1963b) сообщил, что можно расширить круг хозяев вируса ядерного полиэдроза из пилильщика *Trichiocampus viminalis* (Fallén), включив в него и *Trichiocampus irregularis* (Dyar), и что вирулентность затем увеличивается по мере адаптации на протяжении трех поколений. Кроме того, Смирнову удалось (Smirnoff, 1968) добиться заражения патогенной микроспоридией *Thelohania pristiphorae* Smirnoff не только естественного хозяина — лиственничного пилильщика *P. erichsonii* (Hartig),— но и коконопрядов *Malacosoma disstria* Hübner и *Malacosoma americanum* (F.).

До сих пор мы обсуждали улучшения, достигнутые путем отбора из популяций одного вида. Но некоторые авторы считают, что полезны и межвидовые скрещивания — при этом увеличивается разнообразие зародышевой плазмы и появляются полезные признаки, отсутствующие у потомков, полученных при внутривидовом скрещивании. Хэндсчин (Handschin, 1932) успешно скрестил два вида хальцид, *Spalangia orientalis* Graham и *Spalangia sundaica* Graham, получив плодовитый, долгоживущий гибрид, приспособленный к условиям Северной Австралии лучше, чем любой из родительских видов. Бокс (Box, 1956) получил улучшенный в отношении поведения при выборе хозяина вариант тахины *Paratheresia claripalpis* (Wulp), скрестив две географически изолированные линии, которые в норме в природе не скрещиваются. Ходек (Hodek, 1973) цитирует советскую работу, в которой сообщается о получении гибрида с повышенной жизнеспособностью (гетерозис) при внутривидовом скрещивании божьих коровок из разных климатических районов[1]. Хой (Hoy, 1975) скрещивал различные географические расы *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg) с целью более глубокого закрепления способности к диапаузе. Уайт и др. (White et al., 1970) пытались применить облучение как еще одно средство повышения генетического разнообразия в своей лабораторной культуре *Aphytis*, но явных положительных результатов не достигли.

Еще одно генетическое явление, которое надо учитывать,— это возможность исчезновения полезных свойств, исходно имевшихся у энтомофагов или приданных линии, выведенной путем скрещиваний и отбора в лаборатории или инсектарии. Например, арренотокные линии яйцевых паразитоидов *Trichogramma* не пострадали от постоянного разведения в лаборатории, а у дейтеротокной линии, содержавшейся в тех же условиях, за 4 года значительно ослабла способность к поиску хозяина (Ashley et al. 1973). Для поддержания и сохранения вирулентности патогенных микроорганизмов, особенно выращиваемых на искусствен-

[1] Имеются в виду работы В. В Яхонтова. — *Прим. ред.*

ных средах, требуется постоянный контроль (Briggs, 1963, Aizawa, 1971). Основную роль в вырождении лабораторных линий насекомых-энтомофагов, видимо, играют три процесса (Mackauer, 1972).

1) «Эффект основателя», обусловленный тем, что исходная лабораторная популяция редко отражает генетическую изменчивость всей родительской популяции. Поэтому из-за небольшого размера лабораторной популяции изменения частот генов в ней, связанные с нормальными случайными процессами, могут привести к потере некоторых аллелей и закреплению других в потомстве. Эта утрата некоторых генотипов сильно ограничивает способность лабораторной популяции реагировать на стрессовые условия внешней среды выработкой нового типа и увеличивает вероятность вымирания после выпуска.

2) Второй процесс, который может уменьшить жизнеспособность малых изолированных популяций,— это инбридинг. В популяциях со случайным скрещиванием инбридинг приводит, согласно теории популяционной генетики, к сокращению количества гетерозиготных генотипов, а рост гомозиготности часто вызывает уменьшение жизнеспособности, плодовитости, продолжительности жизни, размера, веса и общей приспособленности, а также изменение соотношения полов.

3) Наконец, давление отбора в лабораторной популяции сильно отличается от природного, и поэтому в результате отбора в лаборатории может возникнуть ненужный фенотип, толерантный к постоянной температуре и влажности, скученности, неестественным фотопериодам и искусственным рационам. Большинство таких качеств мало полезно для приспособленности к полевым условиям, и не исключено, что выведенная в лаборатории линия, обладающая ими, будет фактически непригодна для использования в полевой колонизации.

4.4. Естественные факторы роста, метаморфоза и поведения

В этой главе мы рассмотрим широкий спектр встречающихся в природе химических соединений, о которых у многих энтомологов с недавних пор сложилось мнение как о наиболее многообещающих новых видах оружия в борьбе с вредными насекомыми. Эти соединения действуют как вещества-посредники, переносящие информацию на уровне организма или на уровне популяции. Уже тот факт, что насекомые в общем очень хорошо приспосабливаются к самым разнообразным условиям на Земле, в значительной мере связан с наличием у них способности использовать такие химические сигналы. Только в последние 15—20 лет энтомологи осознали возможность использования этих древних и

жизненно важных для насекомых механизмов связи против самих насекомых и разработали различные, иногда очень изящные, методы их применения. В тот же период химики, специалисты в области природных органических соединений, научились выделять эти химические соединения, определять их свойства, структуру и синтезировать их. Объединенные усилия представителей двух дисциплин дали огромное количество ценной информации, о которой раньше нельзя было и мечтать. Ее широта и разнообразие поражают, а возможности практического использования восхищают. Все более быстрое расширение исследований в этой области потребовало создания специализированного журнала. Поэтому в 1974 г. в дополнение к уже существовавшим журналам «Entomophaga» и «Journal of Invertebrate Pathology», публикующим статьи, интересные для специалистов по биологической борьбе, появился журнал «Journal of Chemical Ecology».

Сложность химических взаимоотношений между внутренней и внешней средой насекомых, а также между особями можно себе представить уже по обилию новых терминов, появлением которых сопровождалось выяснение этих взаимоотношений (см., например, Wright, 1964b). В новой и довольно полной классификации этих взаимоотношений выделяются три возможных уровня функционирования химического посредника: внутриорганизменный, внутривидовой и межвидовой (Chambers, 1974). Эти категории не обязательно исключают одна другую. Например, Люшер полагает (Lüscher, 1972), что у некоторых термитов феромон, ответственный за определение каст, может служить одновременно и ювенильным гормоном. Следовой феромон одного термита химически идентичен аттрактанту термита, находящегося в древесине, зараженной грибом (Matsumura et al., 1969). Феромоны некоторых видов могут действовать и на межвидовом уровне, привлекая их хищников (Brown et al., 1970). Ниже мы рассмотрим представительную группу химических соединений, действующих на каждом из трех уровней, чтобы оценить возможности их применения в биологическом подавлении вредных насекомых, Стремясь оставаться в границах нашего общего определения биологического подавления вредных насекомых, мы не будем касаться синтетических соединений, за исключением тех случаев, когда такое соединение является биологическим аналогом природного вещества, обладающего такой же активностью.

4.4.1. Гормоны

Внутренняя (внутриорганизменная) среда насекомого-вредителя, так же как и других животных и растений, регулируется гормонами. Присутствие и активность некоторых гормонов насе-

комых были впервые доказаны в ранних работах Уигглсуорса (Wigglesworth, 1935, 1939). Когда выделили первый гормон насекомых, было предложено использовать его в качестве инсектицида (Williams, 1956): «Помимо того теоретического интереса, который вызывает ювенильный гормон, вполне вероятно, что после выяснения химической структуры и синтеза гормона он найдет широкое применение в качестве инсектицида... вряд ли насекомые могут выработать устойчивость к собственному гормону». Этот вывод основан на том, что куколка шелкопряда, на брюшко которой был нанесен неочищенный экстракт естественного гормона, дала нежизнеспособное и не способное размножаться имаго с некоторыми сохранившимися признаками куколки.

Уильямс (Williams, 1967) предложил для ювенильного гормона (ЮГ), некоторых других гормонов насекомых и природных и синтетических соединений с подобным гормональным действием термин «пестициды третьего поколения». Он считает, что грубые неорганические пестициды, использовавшиеся до второй мировой войны, можно назвать первым поколением, ДДТ и все появившиеся вслед за ним родственные синтетические соединения — вторым, более совершенным поколением этих веществ, а различные гормоны насекомых с совершенно новым и очень эффективным способом действия можно отнести к еще более усовершенствованному третьему поколению химических пестицидов.

С 1950-х гг. эндокринология насекомых захватила воображение многих исследователей, и сразу же на эту тему появилось несколько подробных обзоров (Novák, 1966, Wigglesworth, 1970, Sláma et al., 1974). Особый интерес вызвал ювенильный гормон и родственные ему соединения (Menn, Beroza, 1972; Staal, 1975), но потенциально полезным считаются также экдизон (гормон линьки) и его производные (Robbins et al., 1970, 1971). Уже определена химическая структура и ювенильного гормона (Röller et al., 1967), и экдизона (Karlson et al., 1963). Экдизон, являющийся стероидом, имеет довольно сложное строение; его синтез достаточно дорог, и поэтому вряд ли его производство в больших масштабах будет налажено в ближайшем будущем. Вскоре после выделения экдизона из шелковичного червя и определения его структуры две группы исследователей независимо одна от другой выделили, как это ни странно, соединения со сходной химической структурой и высокой биологической активностью из некоторых растений (Galbraith, Horn, 1966; Nakanishi et al., 1966). После этого для соединений растительной или животной природы, проявляющих биологическую активность, сходную с активностью настоящего гормона линьки, стали использовать термин «экдизоиды», причем таких соединений было обнаружено довольно много (Sláma, 1969; Sláma et al., 1974). Хотя новые

источники значительно увеличили доступность экдизоидов, практическое значение этих соединений все еще невелико из-за их нестабильности при полевом применении и сравнительно небольшой биологической активности при местном применении в малых дозах.

4.4.1.1. Свойства гормонов насекомых

В последние годы физиологи насекомых показали, что замечательное разнообразие изменений в ходе онтогенеза и метаморфоза, происходящих практически у всех изученных в этом отношении насекомых, очень точно регулируется одними и теми же тремя гормонами, известными под общим названием „гормоны развития". Первый, гормон мозга, секретируется нейросекреторными клетками в мозгу и называется также активационным гормоном (Slama et al., 1974) благодаря его основной роли — стимулировать секреторную активность других эндокринных желез. Возможности применения гормона мозга в борьбе против вредных насекомых почти не разработаны.

Второй гормон — экдизон, производимый проторакальными железами. Производство экдизона стимулируется после каждой линьки у неполовозрелых насекомых и при окончании диапаузы. Увеличение его концентрации в свою очередь стимулирует рост и развитие различных соматических тканей и другие физиологические и морфологические изменения, необходимые для постоянного повторения линочного цикла. У взрослых насекомых, за исключением Apterygota, которые продолжают линять и после достижения взрослой половозрелой стадии, нет ни проторакальных желез, ни экдизона. Для экдизоидов в противоположность ювеноидам (см. ниже) нет эффективных прямых методов местного применения. В ходе нормального развития насекомого трудно найти такую стадию, которая была бы высокочувствительной к экдизоидам (Sláma et al., 1974). По этой и по другим уже упомянутым причинам эти соединения практически еще не использовались. Самый интересный результат, имеющий отношение к экдизоидам, — открытие стероидных соединений, структурно родственных гормонам линьки, которые ингибируют склеротизацию кутикулы клопа *Pyrrhocoris apterus* L. (Hora et al., 1966). Кроме того, многие из тех же соединений проявляют сильную хемостерилизующую активность по отношению к комнатной мухе (Řežábová et al., 1968), но оба упомянутых эффекта наступают только при введении этих веществ путем инъекции. Если появятся соединения такого типа, активные при прямом контактировании с насекомыми, то они, возможно, будут использоваться на практике.

Третий гормон, важный для нормального роста и развития всех насекомых,— это ювенильный гормон. С тех пор как Уильямс в 1956 г. извлек знаменитое «золотое масло» из брюшков самцов *Hyalophora cecropia* L., обнаружен ряд других источников природных соединений с активностью, сходной с активностью ЮГ Как ни странно, железы, секретирующие ЮГ — corpora allata,— являются сравнительно бедным источником для получения заметных количеств этого соединения (Williams, 1963; Williams, Law, 1965). Другие его источники крайне разнообразны: различные ткани человека, густые сливки (Williams et al., 1959), большинство групп позвоночных и беспозвоночных, микроорганизмы и растения (Schneiderman et al., 1958, 1960), а также так называемый «бумажный фактор», или ювабион, случайно открытый Сламой и Уильямсом (Sláma, Williams, 1966). После того как было обнаружено, что веществом в экскрементах *Tenebrio molitor* L., обладающим активностью ювенильного гормона, является фарнезол (Schmialek, 1961), для специалистов по химии терпеноидов открылось новое поле деятельности по синтезу аналогов ювенильного гормона (Sláma, 1971; Pallos, Menn, 1972; Slama et al., 1974). Вслед за открытием все новых природных и синтетических соединений, обладающих активностью ювенильного гормона, соответственно увеличивалось и число новых терминов. Так же как в случае с экдизоном, любое соединение, имеющее биологическую активность, сходную с активностью настоящего ювенильного гормона, стали называть ювеноидом или аналогом ювенильного гормона (АЮГ) (Sláma et al., 1974). Был предложен и более широкий термин — регулятор роста насекомых (РРН), охватывающий ювеноиды и некоторые другие соединения, например вещества, препятствующие активности ЮГ (Walker, Swoboda, 1973; Staal, 1975) или другим физиологическим процессам (Granett, Dunbar, 1975).

В отличие от гормона мозга и экдизоидов химия и биологическая активность ювеноидов хорошо изучены. Сейчас полным ходом идут физиологические исследования с целью выяснения метаболизма ювеноидов в организмах-мишенях или в других организмах, а также предсказания последствий рассеяния в окружающей среде этих веществ как пестицидов третьего поколения (Menn, Beroza, 1972; Sláma et al., 1974; Pickens, Miller, 1975; Norland, Mulla, 1975). Чтобы обеспечить правильный ход роста и развития насекомого, ювенильные гормоны и экдизон действуют согласованно. Многие неправильно считают, будто эти гормоны антагонистичны. На самом деле основная функция экдизоидов — готовить насекомые к линьке через определенные интервалы, а ювеноиды за счет изменений их концентрации в крови в основном определяют тип линьки. Так, высокий титр ЮГ обеспечивает линьку на еще один линочный возраст (нимфу),



Рис. 43. Взрослые японские жуки *Popillia japonica* Newman (вид с брюшной стороны), полученные из обработанной аналогом ювенильного гормона *(слева)* и необработанной нормальной *(справа)* куколки. Обратите внимание, что слева у насекомого растянуты сегменты брюшка, выступают мешкоподобные крылья и надкрылья, задняя кишка вывернута. (С любезного разрешения Лаборатории японского жука МСХ США.)

а при низких титрах или при полном отсутствии ЮГ происходит линька в куколку или имаго. По выражению Уильямса, ахиллесова пята вредных насекомых — тот период в их развитии, когда им требуется низкая активность ЮГ. Их эффективная обработка ювеноидами в этот период должна вызвать гибельное нарушение нормального жизненного цикла (рис. 43 и 44). Кроме нарушений морфогенеза, ювеноиды вызывают стерильность, нарушение диапаузы и гибель яйцеклеток.

Имеется обширная литература по теоретическим и экспериментальным аспектам исследований ювеноидов, большая ее часть цитируется в работах Менна и Берозы (Menn, Beroza, 1972), Сламы и др. (Sláma et al. 1974) и Стааля (Staal, 1975). Мы закончим наше обсуждение кратким очерком нескольких попыток практического применения ювеноидов для подавления вредных насекомых.



Рис. 44. Вид со спинной стороны обработанного аналогом ювенильного гормона японского жука (см. рис. 43). (С любезного разрешения Лаборатории японского жука МСХ США.)

4.4.1.2. Возможности применения гормонов

Уильямс был первым, кто еще в 1956 г. предложил использовать соединения с активностью ЮГ в качестве «инсектицидов» (Williams, 1956), но эффективность этого метода была продемонстрирована только в середине 1960-х гг. на клопе *P. apterus* (Sláma, Williams, 1966; Williams, Sláma, 1966). Благодаря интересу и поддержке правительственных, академических и промышленных кругов исследование и разработка гормональных препаратов и методов их использования с тех пор становятся все шире. Среди промышленных организаций, включившихся в эти разработки, несколько солидных химических компаний, давно занимающихся производством химикатов и инсектицидов для сельского хозяйства, и недавно появившиеся фирмы, активно стремящиеся к производству ювеноидов для замены ими старых

химических ядовитых веществ (Diekman, 1972), например «Zoecon Corporation» в Пало-Альто, Калифорния.

Основной принцип использования ювеноидов для подавления вредителей состоит в том, что обработка ими в соответствующий момент вызывает у насекомых нарушения в развитии, приводящие в конце концов к гибели или стерилизации. У этого простого принципа есть несколько ограничений, следствий и ответвлений. Ювеноиды не обладают или почти не обладают прямой токсичностью по отношению к вредным насекомым; их действие, описанное выше, является непрямым и проявляется не сразу. Поэтому они не пригодны для быстрого уничтожения вредителя в случае вспышки. Кроме того, в отличие от хорошо известных инсектицидов, которые эффективны почти на любой стадии развития насекомого, они должны применяться в определенные чувствительные периоды в жизненном цикле насекомого-мишени. А это означает, что для практического применения препараты ювеноидов должны быть устойчивыми во внешней среде, так как в естественных условиях большинство популяций насекомых имеют гетерогенное распределение по возрастам. Популярные в настоящее время инсектициды, например карбарил, действуют на разные стадии жизненного цикла насекомого и после внесения в среду быстро разлагаются; ювеноиды, поскольку они действуют только на одну чувствительную стадию, должны достаточно долго существовать внутри насекомых-мишеней, на них или вблизи от них, не разлагаясь до тех пор, пока все насекомые не достигнут этой стадии развития. Ясно, что для эффективного использования ювеноидов важно досконально знать состояние развития насекомых в популяции. Наконец, могут встретиться трудности при подборе подходящего ювеноида для использования против насекомого-мишени. К счастью, почти все опубликованные до сих пор данные свидетельствуют о том, что ювеноиды в целом не токсичны (ни в острых, ни в хронических опытах) для позвоночных, других организмов, не являющихся мишенями, полезных паразитоидов и хищников и безопасны для других компонентов окружающей среды. По большей части они быстро разлагаются и не связаны ни с какими побочными фармакологическими эффектами. Но все же не существует «универсального» ювеноида, который был бы удобным объектом для химической промышленности благодаря легкости его получения. Конечно, некоторые ювеноиды довольно эффективны против многих неродственных между собой видов насекомых; они, как правило, не уступают в активности многим инсектицидам или даже превосходят их. К настоящему времени известно более 500 ювеноидов, и для наиболее эффективных из них характерна бóльшая избирательность действия по сравнению с инсектицидами. Это свойство должно быть выгодным, если пра-

вильно подобрать ювеноид к определенному виду. Трудности возникают, во-первых, при попытках найти среди всех возможных соединений самое эффективное, и, во-вторых, при использовании ювеноида в полевых условиях, где он не всегда проявляет такую же активность, как в лаборатории (например, из-за недостаточной устойчивости).

Несмотря на предсказание Уильямса, что «вряд ли у насекомых может развиться устойчивость к собственному гормону» (Williams, 1956), из последних работ (Staal, 1975) следует, что линии насекомых, устойчивые к некоторым инсектицидам, устойчивы и к аналогам ювенильного гормона. Но действительный отбор на устойчивость к гормонам пока не показан. Некоторые из соображений, высказанных в этом разделе, мы проиллюстрируем примерами.

4.4.1.3. Эксперименты по подавлению вредителей с использованием гормонов

Основываясь на приведенных выше некоторых характеристиках ювеноидов, применяемых для подавления вредителей, и на общем знании биологии насекомых, читатель, вероятно, уже почти точно может предсказать, какие насекомые окажутся возможными объектами этого метода. Например, особенно пригодными должны быть насекомые, приносящие вред только в стадии имаго, так как обработка ювеноидом на личиночной стадии помешает личинкам перелинять в имаго. Поэтому уже в начале исследований в качестве основной мишени были выбраны комары. Кроме того, довольно точная синхронность развития в популяциях комаров (особенно видов, развивающихся в паводковых водах) несколько смягчает требования к устойчивости ювеноида в окружающей среде. Общее повышение интереса к охране природы и почти абсолютная устойчивость к пестицидам некоторых видов комаров тоже способствуют применению регуляторов роста для подавления этих насекомых. С тех пор как Леваллен (Lewallen, 1964) впервые отметил гибель личинок *Culex* после обработки 0,0001%-ным фарнезолом, гормональное подавление комаров прошло большой путь развития. Один и ювеноидов, метопрен, разрешен для экспериментального использования против паводковых комаров в США (Marx, 1973; Staal, 1975). Полученные до сих пор данные свидетельствуют о том, что он не влияет на другие водные организмы или на позвоночных и что это одно из самых безопасных веществ, когда-либо применявшихся для подавления вредителей (Zoecon Technical Bulletin, 1974). Метопрен (он же альтозид SR-10) в виде микрокапсулы или медленно растворяющегося полимера имеет, видимо, все качества, необходимые для безопасного практического

применения (Diekman, 1972; Dunn, Strong, 1973; Schaeffer, Wilder, 1973). Начнем с того, что метопрен и сам по себе достаточно устойчив, а в виде упомянутых препаратов он остается во внешней среде достаточно долго, чтобы обеспечивать в полевых опытах «полный контроль» устойчивого к инсектицидам калифорнийского паводкового комара *A. nigromaculus* (Ludlow) при расходе препарата 27 г/га (Schaeffer, Wilder, 1973). Обработка особенно эффективна на стадии последнего линочного возраста. В результате обработки либо предотвращается вылет имаго, либо образуются нежизнеспособные имаго. Как и следовало ожидать, метопрен неодинаково эффективен по отношению к разным видам, в том числе к разным видам комаров, но для *A. nigromaculus* он не только лучшее из имеющихся средств, но фактически единственное средство, достойное внимания. Уже сейчас он достаточно эффективен, устойчив и нетоксичен, а его применение не требует больших затрат. Исследователи отметили также, что альтозид эффективен против хирономид (Marx, 1973; Mulla et al., 1974) и мошек (Simuliidae) (Dove, McKague, 1975).

Другая группа насекомых, оказавшаяся чувствительной к обработке регулятором роста,— это мускоидные мухи, обитающие в навозе скота и помете домашней птицы, в остатках кормов и на навозе на пастбищах, а также в отбросах на пляжах. Райт (Wright, 1972) первым отметил эту чувствительность, когда он обнаружил два ювеноида, активных по отношению к жигалке *S. calcitrans* в условиях опрыскивания 1%-ными эмульсиями в первичных полевых испытаниях. Позже, в опытах на небольших делянках, Райт и сотр. (Wright et al., 1973) использовали аналоги ювенильного гормона и подавили вылет имаго *S. calcitrans* из остатков кормов и навоза в Небраске на 64—91%, а из пляжных отбросов во Флориде — на 95—99%. Еще лучшие результаты получены путем прямого скармливания PPH скоту, что обеспечивает равномерное распределение этих веществ в фекалиях (Harris et al., 1973; Miller, Hebel, 1974). Эта обработка была особенно эффективна против мухи *M. autumnalis* DeGeer, малой коровьей жигалки *H. irritans* и осенней жигалки, у которых развитие имаго ингибировалось на 100%. Эффективный метопрен продолжал выходить с навозом еще в течение 10 дней после того, как было прекращено его скармливание скоту. Ни одной группе исследователей не удалось обнаружить значительного действия PPH на комнатных мух.

Одна из первых попыток подавить ювеноидом вредителей леса в полевых условиях принадлежит Ретнакарану и др. (Retnakaran et al. 1974) Они тоже применяли метопрен, распыляя его водную эмульсию с вертолета для подавления пяденицы *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guenée). Результаты показали, что «желаемое сокращение популяции было достигнуто», хотя

эта программа хорошо проиллюстрировала тот факт, что PPH защищает кроны деревьев от повреждений не в этот же год, а на следующий. Авторы подчеркивают важность точного назначения срока обработки ювеноидом, который должен совпадать с чувствительной стадией насекомого-мишени. В данном случае такой стадией была личинка последнего возраста. Кроме того, они приводят факты, подтверждающие безвредность метода для птиц, млекопитающих, рыб и беспозвоночных, за исключением насекомых. Было показано, что использовавшийся препарат достаточно устойчив для практических целей: он не разрушался под действием выветривания, ультрафиолетового облучения и воды. Подробную информацию об использовании ювеноидов в полевых условиях против вредных насекомых можно найти в работах Багли и Бауэрнфейнда (Bagley, Bauernfeind, 1972) и Стааля (Staal, 1975).

4.4.2. Феромоны

Внутривидовой уровень организации в химической среде насекомых обеспечивают феромоны. Этот термин впервые применили Карлсон и Бутенандт (Karlson, Butenandt, 1959), и, несмотря на этимологическую неправильность в образовании этого нового термина и на предложенные другие варианты, он принят сейчас для класса химических соединений — посредников, выделяемых организмом во внешнюю среду с целью повлиять на поведение или физиологию других представителей того же вида. Феромонами называют экзокринные продукты насекомых, выполняющие ряд специфических функций. Общественные насекомые используют феромоны для связи, идентификации касты и социальных взаимодействий других типов. И у общественных, и у необщественных насекомых имеются вещества для мечения территории, для вызывания скопления особей и для образования пахучего следа. Они обладают также веществами тревоги и защитными веществами и, конечно, половыми феромонами, изученными лучше других. В настоящее время половые феромоны кажутся наиболее многообещающими для применения в подавлении вредителей, хотя в отдельных особых случаях могут оказаться полезными и некоторые другие феромоны, особенно следовые вещества (Tai et al., 1971, Esenther, Beal, 1974). Поскольку основное внимание сейчас уделяется исследованию половых феромонов, мы рассмотрим главным образом перспективы использования именно этого класса феромонов.

4.4.2.1. Характеристики феромонов насекомых

Исследователи феромонов обнаружили, что, чем глубже они изучают свой предмет, тем сложнее он становится. Гипотезы, казавшиеся сначала простыми, ясными и само собой разумеющимися, сейчас выглядят запутанными и спорными. Все же, рискуя быть слишком поверхностными, мы попытаемся сделать относительно половых феромонов несколько обобщений, которые будут полезны для нашего изложения и, как нам представляется, не противоречат результатам большинства проведенных до сих пор исследований. Половые феромоны появились в эволюции как эффективное средство пространственного объединения обоих полов вида для размножения; об их существовании подозревали еще в начале XIX в. (Jacobson, 1972). Они проявляют биологическую активность уже в ничтожных количествах. Как правило, вещества, производимые самками, действуют как аттрактанты, а самцами — как афродизиаки. Половые феромоны самок насекомых, видимо, наиболее перспективны для использования человеком, так как они действуют на большем расстоянии, чем феромоны самцов. Аттрактанты самок обычно производятся эктодермальными железами, расположенными в брюшке, а рецепторы самцов, как правило, находятся на их сильно развитых антеннах. Сигнализации феромонами присуща значительная видовая специфичность, развившаяся, видимо, в эволюции для предупреждения межвидовой гибридизации. Эта специфичность может быть химической (используются различные соединения, различные смеси соединений одной и той же группы или даже разные изомеры одного соединения), временно́й (испускание феромона или реакция на него подчиняются характерной для данного вида суточной или сезонной периодичности) или пространственной. Как правило, только девственные самки производят половые феромоны, особенно у видов, спаривающихся лишь один раз в жизни. Самцы, напротив, способны реагировать на феромон несколько раз, если только в периоды низкой концентрации феромона они отдыхают от постоянного полового возбуждения. Среди первых реакций самцов на феромон их самок — положительный анемотаксис и уменьшение числа поворотов при движении; затем, после сильного сокращения расстояния до источника феромона, может последовать ухаживание и копуляторное поведение.

Многое из того, что сказано о половых феромонах, можно отнести и к другим потенциально полезным типам феромонов — феромонам агрегации и следовым веществам. Феромоны агрегации пока найдены только у Coleoptera в сем. Scolytidae (Borden, 1974), а также у хлопкового долгоносика *A. grandis* (Hardee, 1970). По-видимому, производство такого феромона

инициируется обнаружением подходящего места с хозяином или кормовым растением; самцы и самки, реагируя на него, собираются в таких местах для питания и спаривания. Следовые вещества используются в основном общественными насекомыми для сбора особей на защиту гнезда и для помощи при сборе пищи. Они активны только на сравнительно небольших расстояниях. Феромон, которым самки черной вишневой мухи *Rhagoletis fausta* (Osten Saken) метят плоды с отложенными яйцами, может быть использован для уменьшения вреда, наносимого этим насекомым вишневым садам (Prokopy, 1975).

Определение химической природы феромона когда-то считалось само по себе внушительным и завершающим работу достижением, но сейчас это только начало. Выяснение химической структуры облегчает получение больших количеств синтетического феромона для изучения его влияния на биологию и поведение видов, производящих его в природе. А конечная цель такого изучения — найти способы и средства использования этих веществ для уничтожения вредных насекомых. Еще до того, как была выяснена химическая структура первого феромона — кстати, первым был феромон полезного вида, тутового шелкопряда *B. mori* L. (Butenandt et al., 1959),— энтомологи рассматривали и пробовали в качестве феромонов использовать живых насекомых (Kunike, 1930; Lemarie, 1933; Götz, 1939, 1951). С тех пор как была расшифрована химическая структура полового феромона *B. mori,* методы анализа таких природных соединений, как феромоны, значительно развились и усовершенствовались. В результате число природных феромонов с известной структурой быстро превысило 150, и многие из них получены синтетическим путем (Mayer, McLaughlin, 1975). Было организовано несколько мелких компаний по производству и поставке таких соединений (например, «Chem. Samp. Co.» в г. Колумбус, штат Огайо). По мере того как росла доступность известных активных веществ, испытывались, оттачивались и совершенствовались методы их использования. Популярность управления поведением насекомых с помощью феромонов сейчас так велика, что за очень короткий период появилось множество обзоров, в которых рассматриваются различные аспекты теории и практики этого метода (Wright, 1964a; Jacobson, 1965, 1972; Knipling, McGuire, 1966; National Academy of Sciences 1969a, 1972; Beroza, 1970; Wood et al., 1970; Young, Silverstein, 1975; Birch, 1974). Мы не будем пытаться здесь обсуждать его подробно; вместо этого мы кратко ознакомим читателя с некоторыми возможными и уже реализованными способами использования половых феромонов для подавления вредных насекомых, а затем для иллюстрации описанных методов рассмотрим некоторые недавно проведенные программы.

4.4.2.2. Возможности использования половых феромонов

Половые феромоны могут использоваться в двух целях: для контроля численности вредителей и для подавления вредителей. Первая возможность была реализована на практике раньше второй, и в конечном счете для большинства вредителей она может оказаться наиболее ценной. Важная функция контроля численности вредителей состоит в раннем обнаружении популяций вредителей в начале их развития, до того как они появятся в огромных количествах и принесут ущерб. Немногие методы учета численности насекомых сравнятся по эффективности с феромонным методом, с помощью которого определяют присутствие и относительную численность вредных насекомых в популяциях с низкой плотностью. Феромоны используются для учета и выявления насекомых по всему миру, и во многих случаях информация, полученная этим методом, положила начало чрезвычайно эффективным программам интегрированного подавления вредителей (Riedl, Croft, 1974). Точные и динамично поступающие сведения о развитии популяций вредителя в поле позволяют принимать разумные решения о том, требуются ли какие-либо меры по подавлению, и если такие меры нужны, то какими они должны быть и каков должен быть их размах. Возможно, для снижения численности вредителя достаточно агротехнических или других биологических мер. Если результаты учета свидетельствуют о надвигающейся опасной ситуации, то можно в соответствующее время, только в тех районах, где надо, и только на то время, пока вредитель остается угрозой, применить обработку инсектицидами. При использовании половых феромонов для учета численности популяций вредителя требуется разрабатывать специальные ловушки и методику их размещения на местности. Кроме того, необходимо достаточное знание биологии вредителя, чтобы по количеству насекомых, попавших в ловушку, сделать выводы о действительной плотности популяции. Основная проблема, на которую придется делать упор и в будущем — выяснение количественного соотношения между результатами учета с феромоном и экономическим порогом вредоносности.

Использование феромонов для подавления вредителей несколько сложнее. Новые феромоны для контроля численности насекомых нередко могут быть применены почти сразу же после выявления их химической структуры, причем года или двух лет полевых испытаний наверняка бывает достаточно. Но для их применения в подавлении вредителей требуется гораздо больше информации о биологии, поведении и динамике популяции вредителя-мишени (Tette, 1974). Кроме того, в США и других раз-

витых странах до практического применения феромона, как и любого нового инсектицида, требуется, согласно правительственным постановлениям, доказать его безвредность и эффективность (Birch et al., 1974; Djerassi et al., 1974). К веществам, используемым в целях учета численности насекомых, такие ограничения не относятся.

Всем мерам, рекомендуемым для подавления популяций вредителей с помощью измерений в их системах связи, основанных на феромонах, свойственны две общие особенности (Tette, 1972) во-первых, это меры превентивные, так как ими предотвращается достижение самцами самок (или наоборот); во-вторых, они оправдывают себя только при низких плотностях популяции. Есть два основных подхода к подавлению: 1) массовый вылов имаго для удаления большой части размножающейся популяции и 2) разрушение системы связи между полами для предотвращения нормального поведения ухаживания и спаривания. Предполагается, что обе эти процедуры сами по себе достаточны для подавления или истребления популяций вредителя. Но, видимо, наиболее успешным будет применение феромонов совместно с другими методами подавления вредителей. С помощью этих методов сначала снижают плотность популяций до низкого уровня, на котором феромоны особенно эффективны. И все же, несмотря на почти 15 лет интенсивных исследований и обширных творческих поисков способов использования феромонов, ни один практический метод подавления вредителей, основанный на феромонах, не доведен до полного успеха (Birch et al., 1974). Прежде чем обсудить сделанные попытки, рассмотрим два предлагаемых подхода, так как они связаны с общими свойствами феромонов, изложенными выше.

Аттрактанты для вылова насекомых использовали еще во времена, от которых не осталось письменных документов об этом· Чамберс (Chambers, 1974), например, описывает древнекитайскую стеклянную мухоловку сложной формы. Видимо, первыми попытками использовать половые феромоны (живых самок) как приманку в ловушках для борьбы с вредителем были опыты с непарным шелкопрядом в начале 1890-х гг. (Jacobson, 1972). Основы этого метода просты. Если половой феромон обеспечивает единственный или основной способ контакта двух полов, то особей реагирующего пола можно привлечь в ловушку, обладающую запахом противоположного пола. Благодаря высокой биологической активности синтетических феромонов на одну ловушку достаточно ничтожных количеств такого вещества, чтобы в конкуренции за самцов ловушка победила диких самок. Самцы способны реагировать на половой феромон много раз, а часто они способны к неоднократному спариванию на протяжении жизни, так что их шансы попасть в ловушку достаточно ве-

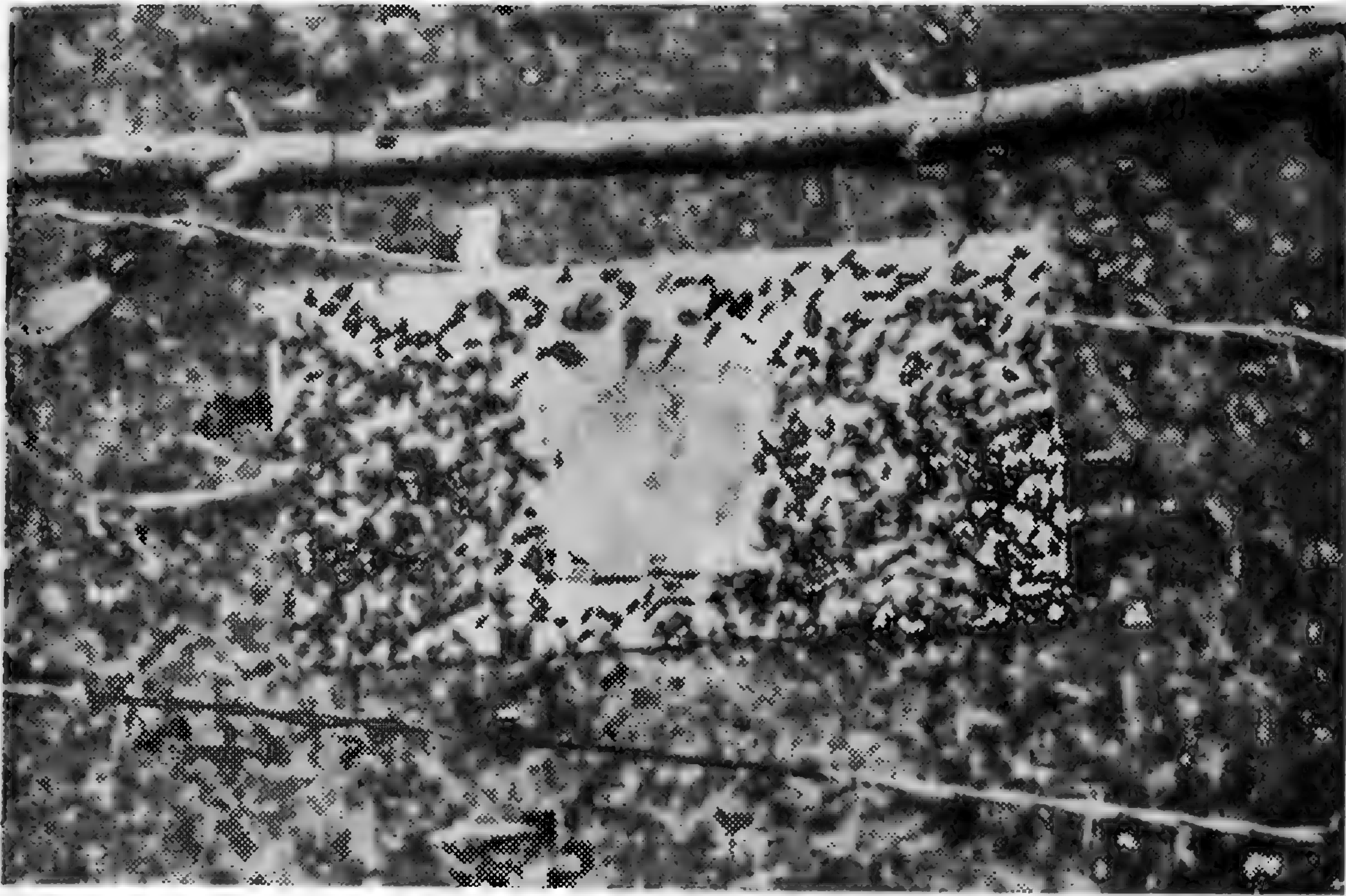


Рис. 45. Ловушка с клейкой доской, содержащая феромон, выделенный одной девственной самкой пилильщика *Diprion similis* (Hartig). В ловушку попало более 11 000 самцов пилильщика, привлеченных ее половым феромоном.

лики. Конечно, выгоднее удалить самца из популяции до того, как он прореагирует на девственную самку и оплодотворит ее. Метод довольно прост, но все же для использования феромонов в целях подавления вредителей надо очень хорошо знать биологию насекомого-мишени. Например, не все феромоны, химическая природа которых выяснена, можно применять для ловушек, так как реагирующее на данный феромон насекомое может, кроме простых ольфакторных сигналов, полагаться еще и на визуальные или звуковые стимулы. Кроме того, если применяются только половые феромоны, не исключено развитие «устойчивости» к ним (Beroza, 1960). Дело в том, что программа вылова дает значительное селективное преимущество тем особям, которые могут находить друг друга и размножаться без использования системы связи, основанной на феромоне.

Для массового вылова предложено много способов размещения феромонов; для предсказания эффективности этих способов разработаны теоретические модели (Knipling, McGuire, 1966, Mertins et al., 1975). Сами феромоны не обладают заметной токсичностью; они служат только как приманки для заманивания насекомого. Феромоны можно использовать с клеевыми ловушками (рис. 45; Coppel et al., 1960; Trammel et al., 1974), водяными ловушками (Dickerson, Hoffman, 1975), простыми механическими ловушками, не допускающими выхода насекомого (Klein et al., 1973), или же с металлической решеткой, через которую

пропущен электрический ток (Hienton, 1974), с патогеном или с инсектицидом (Ostaff, Gray, 1975; Barak, Burkholder, 1976), с хемостерилянтом (Campion, 1967) или с приспособлением для механического удаления собравшихся насекомых (Knopf, Pitman, 1972; Dyer, 1975). Эффективность феромона можно увеличивать, добавляя химические (Roelofs, Comeau, 1971) или физические (Chalfant et al., 1974) средства, действующие как синергисты, стабилизаторы или «удерживатели» (Fitzgerald et al., 1973, Bull et al., 1973) или даже имеющие запах пищи (Pearce et al., 1975). Основная цель — удалить из местной размножающейся популяции всех или как можно больше насекомых-мишеней. Ловушки с успехом можно разместить в виде барьерной зоны, чтобы предупредить распространение заражения на соседние районы. Можно использовать их для уничтожения вредителя в мелких очагах вне района общего заражения, для уменьшения площади или тяжести общего заражения или для окончательного уничтожения популяции, уже сокращенной другими способами (Cameron, 1973).

Второй возможный подход к использованию половых феромонов в подавлении вредителей — разрыв связи между полами, в норме обеспечивающей успешное размножение. Этот подход называют еще методом дезориентации. Метод состоит в распространении в окружающей среде полового феромона вредителя в высокой концентрации. Атмосфера при этом настолько насыщается этим феромоном, что нормальная реакция самцов на имеющихся девственных самок ингибируется. Механизм этого явления пока точно не известен, но, вероятнее всего, при постоянном воздействии полового феромона в концентрациях выше какого-то минимального уровня сенсорные рецепторы на антеннах самца привыкают к нему (Bartell, Lawrence, 1973) и поэтому феромон больше не стимулирует самца к поискам полового партнера. В соответствии с другой интерпретацией (на основе которой создан термин «дезориентация») фоновый уровень феромона оказывается таким высоким, что реагирующий самец не может ориентироваться на сравнительно небольшое местное приращение концентрации феромона, вызванное деятельностью готовой к спариванию самки. Возможен и другой способ разрыва связи, при котором используются некоторые другие химические соединения, которые не привлекают насекомых, а, как было случайно обнаружено, маскируют, ингибируют или блокируют рецепцию феромонного сигнала (Roelofs, Comeau, 1968; Cardé et al., 1973). Насыщение среды такими агентами тоже должно эффективно предотвращать обнаружение полового партнера (Arn et al., 1974).

Для распространения феромонов с целью разрыва связи между особями разных полов, так же как и в случае массового вы-

лова, требуется подробная информация о биологии и поведении вида-мишени, а также новые технические устройства. Требуются данные о сроках выхода и расселительных возможностях и самцов, и самок, спаривавшихся и еще не спаривавшихся. Должно быть хорошо изучено поведение при спаривании, чтобы определить, играют ли какую-нибудь роль другие факторы, кроме феромонных сигналов, и чтобы знать, как часто оба пола участвуют в спаривании. Желательно также знать, не используется ли феромон каким-то образом полезными насекомыми (Brown et al., 1970) и как подействует на них его широкое распространение в окружающей среде. Большую роль может играть также метод и размах распространения феромона в местообитании вредителя. Райт (Wright, 1965), оценивая концентрацию феромона, необходимую для насыщения рецепторов самцов и ингибирования спаривания, предположил, что она должна быть на 10^5 молекул/$см^3$ выше, чем порог для поведенческой реакции. Распыляемые феромоны вполне могут слишком быстро рассеиваться или разлагаться еще до попадания на листву. Поэтому были разработаны различные специальные носители, распределители и составы, медленно испускающие феромон (Cameron, 1973; Fitzgerald et al., 1973; Shorey et al., 1974). Кроме того, мы должны знать, надо ли распределять феромон равномерно и горизонтально, и вертикально, или же достаточно разместить несколько точечных источников в специально выбранных местах. Наконец, следует учесть возможную опасность для биосферы от широкого распространения активного органического соединения. Испытанные до сих пор феромоны оказались в числе самых безопасных и наименее токсичных химикатов, применяемых для борьбы с вредителями, но неоднократные печальные результаты широкого использования в сельском хозяйстве органических соединений научили нас быть очень осторожными в этом отношении. В США и в других странах феромоны отнесены к пестицидам и до использования должны пройти строгую проверку на безопасность.

Как уже упоминалось, пока не было проведено ни одной программы подавления популяций вредных насекомых посредством феромонов на практической экономической основе. Но развитие наших знаний и прогресс технологии дошли сейчас до такого момента, когда следует ожидать первых успехов. Мы проиллюстрируем это на примере нескольких находящихся в стадии разработки экспериментальных программ, приближающихся к этой цели.

4.4.2.3. Экспериментальное подавление вредителей с использованием феромонов

Использование ловушек с синтетическим феромоном хлопкового долгоносика, грандлуром,— один из самых многообещающих методов подавления этого вида (Birch et al., 1974). Грандлур до сих пор показал свою эффективность в нескольких интегрированных экспериментальных программах подавления популяций хлопкового долгоносика, самой обширной из которых был эксперимент по истреблению хлопкового долгоносика на юге штата Миссисипи, в штатах Луизиана и Алабама. В дополнение к различным агротехническим и химическим методам использовались ловушки с грандлуром, чтобы либо 1) механически вылавливать долгоносиков, выходящих из зимней спячки, и уменьшить этим и без того небольшую весеннюю популяцию, либо 2) отвлечь рано появившихся долгоносиков на ловчую культуру — рано посаженный и рано приносящий плоды хлопчатник, который обработан инсектицидом (Lloyd et al., 1972; Scott et al., 1974).

Другая область, в которой массовый вылов с помощью феромонов оказался особенно многообещающим,— это подавление вредителей фруктовых садов, особенно листоверток (Birch et al., 1974). Из более 10 важных вредителей яблони, относящихся к этому семейству, массовый вылов оказался эффективным для *Argyrotaenia velutinana* (Walker) в штате Нью-Йорк (Trammel et al., 1974). В двух опытных яблоневых садах использовались складные бумажные ловушки, примерно по одной на дерево, причем каждая ловушка испускала феромон, усиленный веществом-синергистом, в количестве, эквивалентном примерно 10 девственным самкам. Анализ урожаев показал, что в обработанных садах ущерб от *A. velutinana* оказался ниже экономического порога. Успех, приписываемый этой программе вылова, тем более впечатляет, что в окружающих сады биоценозах очень много дикорастущих кормовых для насекомого растений, являющихся постоянным источником вредителя для заражения садов. Дальность полета взрослых листоверток неизвестна, и не ясно, каково минимальное число ловушек, необходимое для надежной защиты экосистемы данного конкретного сада от нападений вредителя.

Массовый вылов *A. velutinana* оказался менее эффективным на виноградниках, где ловушки могут сдерживать дальнейший рост крупных популяций, но не способны сокращать их до уровней ниже экономического порога (Taschenberg et al., 1974). И для *A. velutinana*, и для виноградной листовертки *Paralobesia viteana* (Clemens) разрыв связи между полами оказался более эффективным, чем массовый вылов. На опытных виноградниках

популяции обоих видов были слишком плотными для подавления за счет массового вылова, но применение достаточных количеств синтетического феромона для ингибирования спаривания оказалось хорошим альтернативным методом, и был достигнут почти полный разрыв связи.

Подобные программы, причем некоторые из них имели гораздо больший размах, оказались успешными и на других чешуекрылых вредителях. В опытах по разрыву связи между полами металловидки капустной *T. ni* (Hübner) в Калифорнии был использован синтетический половой феромон — луплур (Shorey et al., 1967, 1972). Он содержался в испарителях, дающих различную скорость эмиссии вещества. Испарители распределяли на разных расстояниях друг от друга. Эффективность оценивали с помощью ловушек с девственными самками, помещенных на полях, а также по количеству спариваний привязанных самок. Опыты оказались успешными в разных климатических поясах, и дезориентация происходила независимо от плотности популяции *T. ni* на делянке. Уже малые дозы феромона, такие, как 0,1 мг/га за ночь, приводили к уменьшению числа спариваний более чем на 80%. На пяти делянках, где дозы выпуска феромона были выше, спаривание нарушалось на 98—100%. Авторы сделали вывод, что успех в разрыве связи между полами зависел не столько от расстояний между испарителями или способа распространения феромона, сколько от общего количества феромона, выпущенного за ночь на единицу площади. Дальнейшие эксперименты, в которых луплур использовался для разрыва связи у девяти других вредных чешуекрылых, помимо *T. ni*, показали, что используемые соединения не обязательно специфичны (Kaae et al., 1972). У 7 из 10 изучавшихся видов связь была разорвана как минимум на 84%, в том числе у трех видов — *T. ni*, калифорнийской люцерновой пяденицы *Autographa californica* (Speyer) и соевой пяденицы *Pseudoplusia includens* (Walker), видимо обладающих одинаковым феромоном, — на 100%. Более новые опыты по разрыву связи между полами у *T. ni* с помощью 10 феромоноподобных соединений, в том числе луплура, не дают надежды на открытие «конфузанта» широкого спектра действия (Kaae et al., 1974). Хотя отдельные из этих соединений проявили некоторую активность, ни одно из них нельзя сравнить по эффективности с луплуром, и сейчас создается впечатление, что для полной дезориентации все же необходим феромон, специфичный для вида, или его очень близкий химический аналог.

В подобных экспериментах с розовым коробочным червем хлопчатника *P. gossypiella* (Saunders) на калифорнийских хлопковых полях применялся синтетический аттрактант гексалур, который не является естественным половым феромоном этого

вида (McLaughlin et al., 1972; Kaae et al., 1972, 1974; Shorey et al., 1974). Первый эксперимент, проведенный на небольших делянках, показал, что при норме выпуска не менее 20 мг гексалура на га за ночь обнаружение самцами девственных самок, помещенных в ловушках на каждой делянке, предотвращается почти полностью. В проведенных позже экспериментах более крупного масштаба, занимавших целый сезон, использовались сотни тысяч небольших испарителей с хлопковой нитью, с которой испарялся гексалур. Позже более практичными и столь же эффективными оказались более крупные испарители из алюминиевой фольги и нейлоновой сетки, применявшиеся в меньшем количестве. Гексалур, постоянно испаряясь весь сезон над хлопковыми полями, оказался чрезвычайно эффективным: изучение коробочек хлопчатника перед окончанием эксперимента показало, что зараженность *P. gossypiella* сравнима с его зараженностью на полях, обработанных обычным образом инсектицидами, и гораздо ниже, чем на необработанных контрольных делянках.

Примером самого широкого использования на практике принципа разрыва феромонной связи между полами является проводимая на северо-западе США программа против непарного шелкопряда (Beroza, Knipling, 1972; Cameron et al., 1974; Beroza et al., 1974). Бероза (Beroza, 1960), видимо, предназначал предложенный им метод использования «феромонов», дезориентирующих насекомых именно против непарного шелкопряда. Когда была правильно определена химическая структура полового феромона *P. dispar* и его синтетический аналог диспарлур стал доступен в больших количествах, начались полевые испытания. Ранние эксперименты проводили на самцах, выпущенных до или после нормального сезона лёта *P. dispar,* в районах, не имеющих природных популяций этого вида (Stevens, Beroza, 1972; Beroza et al., 1973). Для эмиссии диспарлура применялись препараты, содержащие этот синтетический аналог феромона и различные носители, в том числе жидкость для опрыскивания на минеральном масле и ксилоле, пропитанные диспарлуром квадратики из гидрофобной бумаги и гранулированная пробка. Ободряющие результаты этих опытов привели к полевым опытам в очаге заражения в период лета бабочек. Однако нарушить спаривание не удалось, возможно, потому, что плотность популяции превосходила верхний уровень, при котором этот метод еще эффективен. Стало ясно, что нужен более устойчивый препарат феромона и требуется значительно более подробное знание биологии и поведения имаго непарного шелкопряда.

В 1973 г. впервые был использован устойчивый микрокапсулированный препарат диспарлура (Cameron, 1973; Beroza et al., 1973), и в дальнейшем он явился основой большинства экспериментов по нарушению спаривания у *P. dispar*. Введение в пре-

парат клеющего вещества позволило при распылении с воздуха создать вертикальный градиент феромона по высоте древостоя. После однократного применения микрокапсул нормальное спаривание между бабочками лабораторной популяции нарушалось на срок до 6 нед. Первое успешное применение метода дезориентации на бабочках природной популяции непарного шелкопряда в модельных опытах относится к 1973 г. (Cameron et al., 1974; Schwalbe et al., 1974). Результаты показали, что применение микрокапсулированного диспарлура в дозе 15,0 г/га при плотности популяции до 32 пар куколок на гектаре эффективно нарушает спаривание бабочек минимумом на 6 нед. На многих участках непарный шелкопряд оказался бесплодным минимум на 90%, что необходимо для сокращения популяции. Авторы снова выразили озабоченность различиями в поведении выращенного в лаборатории и дикого непарного шелкопряда (Richerson, Cameron, 1974) и подчеркнули, что окончательные, решающие проверки принципа дезориентации надо проводить только на диких популяциях.

Такая проверка успешно проведена Берозой и др. (Beroza et al., 1974) в естественно зараженном лесном районе в Массачусетсе. Большой опытный участок в 60 км² обработали с воздуха микрокапсулированным диспарлуром в дозе 5,0 г/га. При сравнении с необработанными контрольными участками выявлено значительное подавление популяции. При крупномасштабном сравнении с участком, обработанным инсектицидом, метод оказался экономически рентабельным. Дальнейшие опыты показали, что требуются более высокие концентрации диспарлура и что разрыв феромонной связи лучше всего выполнять при низких уровнях численности популяции, которые бывают в начальной стадии заражения или же после обработки инсектицидом личинок ранних возрастов (Beroza et al., 1975). Метод дезориентации, так же как и метод выпуска стерильных насекомых, становится более эффективным при падении плотности популяции (Beroza, Knipling, 1972). Следующим шагом должен быть островной эксперимент продолжительностью в 3 года, который покажет возможность истребления непарного шелкопряда методом дезориентации (Beroza et al., 1974). В первый год обработкой инсектицидом надо сократить численность популяций гусениц до низкого уровня, а появившихся имаго следует обработать микрокапсулированным диспарлуром. На второй год следует обрабатывать только феромоном. На третий год должны применяться высокоактивные ловушки, с помощью которых, если понадобится, будет продолжено подавление и которые позволят обнаруживать небольшие зараженные участки, нуждающиеся в повторной обработке, а возможно, продемонстрируют полное отсутствие бабочек.

4.4.3. Антифиданты

С точки зрения практического применения в подавлении вредителей наиболее многообещающие из сигнальных химических соединений, действующих на межвидовом уровне, относятся к группе веществ, которых разные авторы называют по-разному: репеллентами (Dethier et al., 1960; Dethier, 1963), подавителями питания (Beck, 1965), ингибиторами питания (Benjamin, All, 1973) или антифидантами (Wright, 1963, Munakata, 1970). Антифиданты вполне правомочно относить к средству биологического регулирования, так как эти продукты живых организмов (в основном растений) могут быть с пользой применены человеком. Ингибиторы питания являются представителями более широкой группы веществ межвидового действия, так называемых *алломонов* (Brown et al., 1970), приносящих пользу испускающим их организмам. В нее входят и такие соединения, как защитные репелленты и яды, галлообразующие вещества и аттрактанты для жертв или опылителей (Chambers, 1974). Еще одна группа соединений, называемых кайромонами, включает такие вещества, как пищевые аттрактанты, аттрактанты, стимулирующие откладку яиц, и аттрактанты укрытий, которые в норме приносят пользу воспринимающим их организмам, но также могут быть применены для подавления вредителей (Steiner et al., 1961, Jones et al., 1971).

4.4.3.1. Особенности и возможности антифидантов

Антифиданты отличаются по принципу своего действия от большинства других средств подавления вредителей, так как они не ликвидируют самого вредителя, а снижают наносимый им вред. Конечно, мощный антифидант может и убить вредителя непрямым образом, доведя его до голодной смерти, особенно если вредитель является монофагом или олигофагом. Когда насекомым предлагают на выбор кормовые растения, обработанные антифидантом и не обработанные им, сначала они привлекаются к тем и другим почти одинаково. Значительные различия проявляются на стадии инициации пищевой активности и особенно в последующий период (рис. 46). На обработанных растениях насекомые продолжают пробовать маленькие кусочки в разных точках или исследовать поверхность растения вкусовыми рецепторами и затем переходят на другой участок. На необработанных растениях насекомые начинают питаться на одном месте и продолжают питание без перерывов. Антифиданты могут действовать, либо ингибируя стимуляцию вкусовых рецепторов, которые в норме распознают растение как приемлемую пищу, либо стимулируя рецепторы, которые вызывают негатив-



Рис. 46. Веточка со «старой» хвоей банксовой сосны с личинками пилильщика *Neodiprion*. Видна различная пищевая активность личинок (о ней судят по количеству экскрементов) на разных концах веточки. Правый конец обработан естественным антифидантом, выделенным из «новой» хвои текущего вегетационного сезона. Левый, под которым накопились экскременты личинок, не обработан. (С любезного разрешения J. N. All и D. M. Benjamin, Висконсинский университет.)

ную реакцию к отпугивающим веществам (Jermy, 1966). Ясно, что такое поведение имеет прямое отношение к устойчивости растений к нападениям насекомых (разд. 4.1), особенно к реакции непредпочтения. И действительно, одной из основ устойчивости у ряда растений служат, как показано, экстрагируемые и поддающиеся химическому анализу пищевые репелленты (Matsumoto, 1962; Maxwell et al., 1965; Gilbert, Norris 1968; McMillian et al., 1969; Munakata, 1970; All, Benjamin, 1975).

4.4.3.2. Применение антифидантов

Использование антифидантов, относящихся к природным соединениям, для защиты нашего здоровья, пищи и нужного нам растительного волокна не вышло за пределы теоретического изучения и первых экспериментов, в то время как некоторые синтетические соединения оказались перспективными для применения на практике (Moncrieff, 1950; Wright, 1967). Из растительных экстрактов только пиретрум применяется на практике (Bry, Lang, 1974). Природные пиретрины — органические эфиры, экстрагируемые из сушеных цветков растения, близкого к ромашке, *Chrysanthemum cinerariaefolium* (Treviranus) Boccone, которое

выращивается главным образом в Африке. Наиболее известны инсектицидные свойства (Casida, 1973) этих цветков, но они обладают также и свойствами антифидантов. Например, Детье (Dethier, 1947) отметил, что кровососущие мухи *Glossina* и *Culicoides* могут сесть на остатки пиретринов, но не кусаются при этом, а гусениц яблонной плодожорки *L. pomonella* эти вещества отпугивают от кормового растения. Синтетические антифиданты сначала использовались для отпугивания моли от одежды и молей — вредителей запасов от пищевых продуктов, но они не могли конкурировать с такими антимолевыми препаратами, как ПДБ[1] (Moncrieff, 1950). Вместе с тем пиретрины с синергистами широко использовались в США, особенно в армии, для защиты муки и других злаковых продуктов, предназначенных для длительного хранения или дальних перевозок в мешках из многослойной бумаги (Gillenwater, Burden, 1973). Недавно Брай и Лэнг (Bry, Lang, 1974) указали, что благодаря своей эффективности и низкой токсичности для млекопитающих пиретрины с успехом могут заменить твердые пестициды для защиты шерстяных тканей при их кратковременном хранении в домашнем хозяйстве. Эксперименты этих авторов показали, что действие пиретринов при защите шерстяной одежды от коврового кожееда *Attagenus megatoma* (F.) основано не на токсичности, а на антифидантной активности.

В своем обзоре концепции антифидантов Райт (Wright, 1967) подчеркнул преимущества и недостатки использования этих соединений. Самое важное преимущество — отличная возможность интеграции антифидантов с применением полезных насекомых. Антифиданты не вредят паразитоидам, хищникам и опылителям, так как эти соединения в общем малотоксичны и влияют только на поведение насекомых-вредителей, действительно нападающих на защищенную антифидантами культуру. Даже вредителям при этом не обязательно наносится прямой вред. Но поскольку они не внедряются в кормовой субстрат, а бродят по его поверхности или собираются на сорняках, полезные организмы с бóльшим успехом могут их обнаружить и истребить (Benjamin, All, 1973). Кроме того, пищевые репелленты, как правило, эффективнее обычных инсектицидов ограничивают вред, наносимый защищаемому субстрату, так как яд начинает действовать только после латентного периода. Если достигнуто полное покрытие антифидантами, пищевая активность насекомых останавливается немедленно, а с инсектицидом до ее остановки может пройти значительный период времени. К сожалению, пока ингибиторы питания активны только против питающихся на поверхности жующих насекомых и защитная атмосфера, образуемая

[1] Инсектицид, синонимы — голус, парацид. — *Прим. ред.*

ими вокруг обработанного хозяина, держится недолго. Насекомые, питающиеся внутри субстрата (например, моли-минеры, сверлильщики), или сосущие насекомые (например, тли, клопы-слепняки, цикадки), как правило, действию антифиданта не подвержены. Если будет найден системный антифидант, который заменит имеющиеся сейчас вещества поверхностного действия, то этот недостаток будет преодолен (Jermy, Matolcsy, 1967). Такое вещество позволило бы избавиться и от другого крупного недостатка антифидантов — от необходимости добиваться полного покрытия ими защищаемых растений. Растения постоянно растут, поэтому, если даже техника обработки позволит равномерно покрыть их антифидантом, скоро появится новая поросль, не защищенная веществом поверхностного действия. Поскольку антифиданты не убивают насекомых-мишеней, те всегда могут перейти на незащищенные части растения.

Глава 5 СИНТЕЗ ИДЕЙ

Читателю должно быть уже ясно, что биологическое подавление вредных насекомых в современном понимании больше не является единой концепцией, какой было когда-то. Классический биологический метод борьбы ограничивался только использованием, интродукцией или поощрением деятельности паразитоидов, хищников и патогенных микроорганизмов. Этот подход и сейчас остается самым эффективным, рентабельным и наиболее широко применяемым из имеющихся биологических методов. Но весьма перспективны и другие нетрадиционные биологические методы подавления вредителей. Специалисты по биологическому подавлению вредных насекомых больше не рассматривают интродукцию полезных организмов как единственное оружие в своем арсенале, а специалисты по защите растений — инсектициды как панацею. Все исследователи, работающие в этой области, сейчас признают разумность и даже необходимость учета всех имеющихся других методов подавления и разработки для каждого особого случая своей интегрированной системы мер. К такой интеграции можно подходить по-разному. Например, можно гармонично применить два или несколько полезных организмов, чтобы обеспечить эффект синергизма в классическом биологическом регулировании (разд. 3.7). Более высокий порядок интеграции обеспечивается, когда мы комбинируем и координируем применение нескольких рассмотренных выше биологических методов. На еще более высоком уровне интеграции стоит основная перспектива современной защиты урожая — интегрированное подавление вредителей (разд. 5.1). О важном месте интегрированного подавления вредителей в современной энтомологии говорит недавно рассматривавшееся предложение переименовать Международную организацию биологической борьбы в Международную организацию биологической борьбы и интегрированного регулирования. Это предложение не было одобрено, но уже факт его выдвижения говорит сам за себя. Интегрированное подавление вредителей охватывает систематическое применение всех известных методов борьбы — механических, биологических, химических и естественного регулирования. Его основная цель — безопасное, эффективное и экономичное сокращение популяции вредителя. Оно направлено либо на какой-то один важный вид вредителя и включает различные меры против него, либо на це-

лый комплекс вредителей (например, насекомых, клещей, сорняки, болезнетворные организмы и нематоды), причем отдельные защитные меры против каждого представителя этого комплекса рассчитаны так, что они не мешают защите от других вредителей. Наивысший уровень интеграции — рациональная организация борьбы с вредителями, входящая в рациональное использование природных ресурсов. Под рациональной организацией борьбы с вредителями подразумевают принятие решений с учетом эффективности подавления вредителей и влияния этого подавления на социальные аспекты человеческого общества, а также на сохранность окружающей среды. С этой точки зрения очевидно то важное место, которое биологическое подавление вредных насекомых заняло в современном мире, и перспективы его применения в будущем (разд. 5.2).

5.1. Интегрированное подавление вредителей

Вслед за другими авторами (Doutt, 1967; DeBach, 1974) мы уже подчеркивали, что биологическое подавление вредных насекомых не панацея. Опыт с химическими пестицидами показал, что универсального средства от всех бед не существует. Но мы считаем, что процедуры, составляющие практику биологического подавления вредных насекомых, должны быть краеугольным камнем всякой современной системы рациональной организации борьбы с вредителями. Экологические теории и концепции, составляющие основу наших защитных мероприятий против вредных насекомых, определенно должны усиливаться и укрепляться всеми имеющимися в нашем распоряжении средствами подавления, чтобы каждое из них вносило свой вклад. Ключ к успеху лежит в сохранении природных факторов, ограничивающих действие вредителей, и применении биологических методов подавления.

Использование разнообразной и динамичной системы подавления против вредных насекомых, конечно, не новая идея (Brader, 1975b). Такие системы до недавнего времени были единственными, применявшимися в борьбе с вредителями. Тысячи лет до изобретения инсектицидов земледельцы применяли, и даже сегодня в менее развитых странах применяют, различные агротехнические, механические, биологические и примитивные химические меры защиты урожая, которые складываются в довольно разумную систему подавления вредителей. Часто истоки этих мер и наблюдения, послужившие основой для их изобретения, давно забыты, но эффективность их вполне реальна, даже если прибегающие к ним крестьяне не понимают их сути. После сравнительно недолгого увлечения химическими пестицидами как единственным средством защиты урожая агрономы, лесоводы и

специалисты по подавлению вредителей снова возвращаются к старым методам. Это не значит, что будущее — за примитивным натуральным сельским хозяйством, это означает лишь, что сейчас снова признается полезность старых разносторонних методов подавления вредителей и они возрождаются в новом, высокоусовершенствованном виде. Современную систему защиты урожая называют по-разному, но мы избрали для нее название «интегрированное подавление вредителей».

5.1.1. Концепция интегрированного подавления вредителей

Ван ден Бош и Стерн (van den Bosch, Stern, 1962) полагают, что термин «интегрированная борьба» впервые ввел Бартлетт (Bartlett, 1956). Но еще раньше этот термин применял Кеннеди (Kennedy, 1953), а подробнее всех эту концепцию разработал Аллиэт (Ullyett, 1947). Наиболее влиятельной в популяризации этого термина и в разработке концепции была калифорнийская школа специалистов по биологическому методу (DeBach, 1951; Smith, Allen, 1954; Stern et al., 1959; Smith, Hagen, 1959). Исходная калифорнийская версия интегрированной борьбы возникла из конкретной системы «контролируемой борьбы», успешно применявшейся в 1940-х гг. против люцерновой желтушки *Colias eurytheme* Boisduval (Michelbacher, Smith, 1943; Hagen et al., 1971). Контролируемая борьба основана на внимательном наблюдении за популяцией вредителя и его естественными врагами опытным энтомологом, который дает рекомендации земледельцам, следует ли вообще и, если следует, то когда применять инсектицид. Развившаяся отсюда и пропагандировавшаяся калифорнийской школой концепция интегрированной борьбы в основном ограничивалась «прикладными задачами борьбы с вредителями, в которой в интегрированном виде комбинируются биологический и химический методы» (Stern et al., 1959). Примерно в то же время подобная концепция разрабатывалась в яблоневых садах провинции Новая Шотландия (Pickett et al., 1946; Pickett, MacPhee, 1965). Канадцы назвали свой подход «модифицированной программой опрыскиваний». Их основной целью было разработать такие методы применения инсектицидов, которые минимально вредили бы полезным организмам, чтобы те по возможности полнее реализовали свою потенциальную эффективность. Кроме того, у истоков интегрированного подавления вредителей стояли многие лесные энтомологи Северной Америки (Graham, 1939; Dowden, 1952; Balch, 1958; Knight, 1962) и Европы (Voûte, 1964), особенно Германии (Franz, 1966, 1971), практиковавшие и пропагандировавшие его.

По мере распространения и усовершенствования различных методов стали более очевидными преимущества сокращения ис-

пользования пестицидов и опасность опоры только на ядохимикаты. Различные подходы к этому вопросу в разных странах основывались на сходных идеях и, постепенно слившись, образовали объединенную концепцию интегрированной борьбы. Рассматриваемая Францем (Franz, 1962) современная концепция интегрированного подавления вредителей гораздо шире ранее предложенной Стерном и др. (Stern et al., 1959). Сейчас она охватывает использование взаимно дополняющих друг друга по своему действию полезных организмов с одним или несколькими другими типами подавления вредителей. Видимо, наиболее общепринятым является определение комиссии экспертов ФАО (Anonymous, 1968), согласно которому интегрированное подавление вредителей — это «система рациональной организации борьбы с вредителями, которая, учитывая конкретные условия среды и динамику популяции вида-вредителя, использует все совместимые способы и методы, чтобы поддерживать численность популяций вредителя на уровнях ниже экономического порога».

Термин «рациональная организация борьбы с вредителями» недавно стал модным (Beirne, 1967; National Academy of Sciences, 1969a; Council on Environmental Quality, 1972; Shepard, 1973). Хотя многие авторы используют термины «рациональная организация борьбы с вредителями» и «интегрированная борьба» как равнозначные (Smith, 1969; Huffaker, 1970), мы согласны со Старком (Stark, 1971, 1973) в том, что это разные понятия. Действительно, основные принципы у них одни и те же, однако интегрированное подавление вредителей — это подход, с помощью которого достигается регуляция популяции вредителя, а рациональная организация борьбы с вредителями представляет собой часть рационального использования природных ресурсов и включает процесс принятия решений, в которых учитываются такие аспекты, как общественные ценности, влияние на другие ресурсы и т. д. Обсуждение понятия рациональной организации борьбы с вредителями можно найти в работах Старка (Stark, 1971, 1973) и Гизе и др. (Giese et al., 1975).

5.1.2. Химикаты, применяемые в сельском хозяйстве, и их влияние на биологические системы

В основе программ интегрированной борьбы лежат принципы биологического подавления вредных насекомых, а их главной движущей силой по-прежнему остается необходимость сократить применение пестицидов. Кеннеди (Kennedy, 1973) обвинял энтомологов в том, что они напрасно используют небиологический подход (химические пестициды) в явно биологической области подавления вредителей. Первые намеки на предстоящие трудности с использованием химических инсектицидов появились

еще в 1914 г., когда Меландер (Melander, 1914) сообщил о появлении линии калифорнийской щитовки, устойчивой к рекомендовавшейся против нее обработке известью с серой. До создания современных органических инсектицидов и даже до того, как Риппер (Ripper, 1944) предложил способ решения проблемы — зародыш интегрированного подавления вредителей — было отмечено еще несколько подобных случаев. Риппер выступал за разработку и использование избирательно действующих инсектицидов, которые щадили бы полезные организмы на обработанной площади и позволяли бы им увеличивать летальный эффект, вызванный химикатами, за счет их нападения на «мутантную» остаточную популяцию вредителя, из которой иначе могла бы развиться устойчивая линия. Он указывал также, что благодаря возникающему после обработки высокому соотношению между числом полезных организмов и насекомых-вредителей будет задержано возрождение популяций вредителя (эффект отдачи), часто связанное с применением химического метода. Риппер активно разрабатывал свои идеи многие годы, он написал первый специальный обзор по влиянию пестицидов на популяции членистоногих (Ripper, 1956). В настоящее время поиски избирательно действующих инсектицидов продолжаются (Turnipseed et al., 1975; Wilkinson et al., 1975).

Проблемы, связанные с использованием химикатов в сельском хозяйстве, многообразны, они подробно обсуждаются в соответствующих обзорах (Swift, 1971; Irvine, Knights, 1974). В указанных работах рассмотрены три основные группы химикатов, применяющихся в сельском хозяйстве: удобрения, гербициды и пестициды. Нас больше интересуют пестициды, особенно инсектициды. Ряд авторов рассматривает общие экологические проблемы, связанные с пестицидами (Pimentel, 1971; Edwards, 1973a, b), или, более узко, вредное влияние пестицидов на морские организмы (Phillips, 1971), диких животных (Hunt, 1971; Moore, 1971) и человека (Milby, 1971; Deichmann, 1973). Все это очень насущные, очень волнующие проблемы, но мы ограничимся обсуждением разрушительного воздействия инсектицидов на популяции насекомых. Любопытно, что основной отклик у общественности и внимание исследователей привлекли в основном проблемы загрязнения инсектицидами окружающей среды. Но, как пишет Де Бах (DeBach, 1974), ключевой является проблема нарушения инсектицидами популяций насекомых, так как из-за нее приходится усиливать применение пестицидов, что в свою очередь осложняет и другие проблемы.

Хаффейкер (Huffaker, 1971a) дал сжатый обзор способов, которыми инсектициды разрушают популяции насекомых. Например, инсектициды уничтожают опылителей, из-за чего резко сокращается продуктивность культур, которым требуется опыле-

ние насекомыми. Есть указания на то, что обработка пестицидами может стимулировать размножение некоторых вредителей, особенно паутинных тетраниховых клещей (Huffaker et al., 1969). Сокращение численности важных вредителей после обработки инсектицидом ведет к освобождению занимавшейся ими ранее экологической ниши, которую теперь могут занять другие виды, ранее не считавшиеся благодаря конкуренции серьезными вредителями (разд. 4.3.3). Другой важный и хорошо отраженный в литературе эффект применения пестицидов — отбор устойчивых линий вредителя-мишени, о чем мы уже говорили. Каждого из этих вредных влияний в отдельности и в разных комбинациях уже достаточно, чтобы начать поиски способов сокращения использования инсектицидов. Но мы еще не упомянули, пожалуй, самый вредный побочный эффект инсектицидов: их влияние на полезные организмы. Именно эта проблема, а также серьезный вопрос устойчивости к инсектицидам побудили Риппера и вслед за ним многих других ученых искать лучшие методы применения инсектицидов и способы значительно сократить зависимость сельского хозяйства от химикатов. Риппер писал: «Эти явления составляют основную слабость химического метода борьбы с вредителями, и возникает вопрос, не переоценили ли мы этот метод, столь быстро скомпрометировавший себя» (Ripper, 1956).

Пестициды могут влиять на полезные организмы прямым и косвенным образом. Прямое влияние сравнительно просто. Хорошо известно, что насекомые-хищники и насекомые-паразитоиды в целом гораздо более чувствительны к инсектицидам, чем вредные насекомые (Newsom, 1967; Pimentel, 1971). Мур (Moore, 1967) подчеркивает, что инсектицидами обрабатывают, собственно, не вредителей, а экосистемы, и потому смертность в обработанной популяции вредителей более чем уравновешивается смертностью в популяциях полезных организмов, занимающих то же местообитание. Косвенное влияние инсектицидов на полезные организмы более сложно, оно трудно выявляется и чревато далеко идущими последствиями. Например, даже если мы выберем инсектицид, нетоксичный для естественного врага, но очень эффективно действующий на вид-вредитель, уничтожение почти всей популяции вредителя, кроме разрозненных остатков, создает большие трудности для полезного вида, питающегося вредителем. В результате естественные враги тоже гибнут или эмигрируют, оставляя экосистему незащищенной против способного к возрождению вредителя или его нового вселения. Инсектициды уничтожают также дополнительных хозяев или жертв, необходимых для поддержания полезных организмов в периоды малой численности вредителя. Другой пример: такие полезные виды, как некоторые златоглазки или перепончатокрылые паразитоиды, нуждаются для выживания и размножения в медвяной

росе, поступающей от различных растительноядных равнокрылых, многие из которых не являются вредителями. Но инсектициды могут либо истребить этих поставщиков вспомогательного питания, уменьшив эффективность златоглазок или паразитоидов, либо загрязнить медвяную росу и непосредственно убить полезные виды.

Результат всех этих прямых и косвенных воздействий на полезные организмы экосистемы может быть катастрофическим, особенно если учесть развивающуюся устойчивость к инсектицидам у реальных и потенциальных вредителей. Существенные последствия бывают двух типов: возрождение популяции вредителя (эффект отдачи) и вспышки вторичных вредителей. Обе ситуации часто складываются после применения очень токсичного инсектицида, который практически уничтожает на обработанной площади всех насекомых-вредителей, невредителей и особенно полезные виды. Благодаря наследственной устойчивости, случайному избежанию инсектицида или иммиграции на обработанный участок на нем может сохраниться небольшая остаточная популяция вредителя (или вредителей). При низких плотностях популяции внутри- и межвидовая конкуренция невелика. Такие условия часто способствуют реализации максимального репродуктивного потенциала. Поэтому численность популяции вредителя может быстро вернуться к прежнему высокому уровню, при котором вредитель причиняет ущерб, а из-за отсутствия естественных врагов даже превзойти его. Это явление называется возрождением вредителя. Вспышки вторичных вредителей отличаются от возрождения вредителей тем, что насекомое, давшее вспышку, до обработки инсектицидом было безвредным видом. Как правило, такое его положение частично объяснялось деятельностью в местообитании эффективных регуляторов — естественных врагов. После уничтожения инсектицидами этих полезных видов небольшая остаточная популяция безвредных до того насекомых может быстро размножаться, примерно так же, как возрождающаяся популяция вредителя. Результатом подобного экологического нарушения может быть образование нового вредителя. Появление после обработки инсектицидом очень опасной популяции вредителя рассматривают как сигнал об усилении предпринятых действий, и дальнейшее использование инсектицидов лишь усугубляет их неблагоприятный эффект. Де Бах (DeBach, 1974) приводит пять примеров «пестицидного индуцирования» щитовок — вредителей цитрусовых, в основном с помощью ДДТ.

Как подчеркнули Де Бах (DeBach, 1974) и Вудс (Woods, 1974), инсектициды дают временное «симптоматическое» облегчение, но мало влияют или совсем не действуют на причину возникших трудностей. Из-за экологических нарушений и воз-

рождения вредителей однажды начавшееся применение инсектицида ведет ко все увеличивающейся потребности в частых повторных обработках инсектицидом. Развитие устойчивых линий вредителя усугубляет эту проблему в связи с разрушением комплекса естественных врагов, а это в свою очередь приводит к увеличению дозы и частоты обработки инсектицидами. Де Бах (DeBach, 1974) удачно сравнил эту ситуацию с образованием привычки или склонности к сильным наркотикам. Как и наркомания, «инсектицидомания» не излечивается простой постановкой диагноза. Отказ от инсектицидов — длительный и трудный процесс, включающий продуманную замену использования инсектицида менее разрушительными методами подавления вредителей, в том числе восстановлением или установлением заново эффективного комплекса естественных врагов.

Общий ход развития методов защиты урожая можно себе представить по пяти этапам этого развития для хлопчатника, описанным Доуттом и Смитом (Doutt, Smith, 1971). В первой фазе защита урожая — часть системы натурального сельского хозяйства. Здесь играют роль имеющиеся естественные враги, исходно устойчивые растения, механические и агротехнические методы; и удача. Затем следует фаза эксплуатации. Она часто связана с переходом на поля большей площади, недавно созданные благодаря обширной расчистке леса или ирригации. Здесь меры по защите от вредителей более крупного и ценного урожая усиливаются. Основное внимание направлено на строго расписанное по времени использование инсектицидов, а традиционные способы почти оставлены или совсем забыты. Обычно через какое-то время начинается кризисная фаза, когда расходы на защиту урожая гигантски увеличиваются из-за более частых и обильных химических обработок, необходимых для борьбы с устойчивостью к инсектициду, все более быстро возрождающимся вредителем и вторичными вредителями. Наступает катастрофическая фаза, когда выращивание культуры перестает быть рентабельным из-за расходов на химическое подавление вредителей. Наконец, следует фаза интегрированной борьбы, или фаза восстановления, когда сельское хозяйство снова становится рентабельным благодаря применению сбалансированной системы методов защиты урожая, включающей разнообразные средства, основанные на естественном сдерживании вредителей, а также биологические методы подавления. Конечно, могут использоваться и химические инсектициды, но только в случае крайней необходимости. Идеально было бы сразу переходить от первой фазы к пятой.

Нельзя отрицать, что использование инсектицидов дало много преимуществ. Хорошо известна их способность обеспечивать быструю гибель вредных насекомых и временно уменьшать при-

носимый ими вред. И хотя они неоднократно вызывали вспышки вторичных вредителей и возрождение вредителей, с их помощью значение многих ранее серьезных вредителей сведено на нет (Newsom, 1971). Может быть, еще ценнее тот косвенный урок, который вынесли из использования инсектицидов земледельцы и экологи. Например, увеличение урожаев и связанный с ним рост прибылей от культур, защищенных инсектицидами, наглядно демонстрируют ценность подавления насекомых. Возникновение вторичных вредителей из-за ненамеренного уничтожения их естественных врагов самым эффективным образом показало возможность превращения в норме безвредных видов во вредителей, когда их не сдерживают ассоциированные с ними энтомофаги (Huffaker, 1971b, разд. III). К тому же важность полезных организмов в подавлении популяций вредных насекомых вряд ли можно продемонстрировать нагляднее, чем с помощью инсектицидного метода (DeBach, Huffaker, 1971).

5.1.3. Просвещение и образование

Успех практического осуществления интегрированных систем подавления вредителей в значительной мере зависит от того, удастся ли изменить стереотип мышления больших групп человеческого общества. Этот факт не признают или о нем забывают, так как при обсуждении проблемы подавления вредителей его даже редко упоминают. Впрочем, Гласс (Glass, 1975) придает необходимости образования важное значение. Мы решили подчеркнуть важность этого компонента интегрированного подавления вредителей, кратко обсудив его в особом разделе. Вся проблема образования очень сложна, а группы, нуждающиеся в переучивании, нечетко очерчены, но основные из них таковы: прикладные энтомологи, люди, занятые производством пестицидов, служащие регламентирующих правительственных учреждений, фермеры и другие потребители.

В системе защиты урожая многие годы основной упор делался на применении стойких химических пестицидов широкого спектра действия; интерес к другим методам был минимален. Замечательное на первый взгляд действие этих соединений позволяло почти полностью уничтожить все организмы, конкурирующие с выращиваемой культурой. Производители химикатов, применяющихся в сельском хозяйстве, энтомологи-теоретики, специалисты по борьбе с насекомыми и земледельцы — все, казалось, стремились не просто подавить популяции насекомых, а полностью их уничтожить. Широкий спектр действия инсектицидов во многом требовался по экономическим соображениям. Вполне понятно, что с целью быстро и легко окупить значительные затраты на исследования и разработки промышленники ис-

кали и пропагандировали средства, активные против самых разных насекомых-мишеней. Более желательные с экологической точки зрения избирательно действующие инсектициды были экономически невыгодными из-за ограниченного рынка сбыта (Djerassi et al., 1974); к тому же производство их было связано с большими трудностями (Unterstenhofer, 1970). Энтомологи-теоретики восхваляли эффективность мощных ядов, а им вторили консультанты по борьбе с вредителями, нашедшие, что большая смертность достигается с малыми расходами. Современные инсектициды, казалось, обладают всеми свойствами, желательными для земледельца, и торговые агенты химических компаний не уставали подчеркивать все их преимущества, охотно предоставляя все необходимые материалы. Если химическое средство обеспечивает быструю, видимую и неизбежную гибель вредных насекомых, если его воздействие долго сохраняется после обработки и все это за небольшую цену, чего же еще искать? Оказалось, экологической совместимости.

Когда дело доходило до борьбы с вредителями, никто не задумывался особенно о благосостоянии экосистемы. Агрохимическая промышленность предлагала рынку инсектициды и получала прибыль. Земледельцы и фермеры стремились истребить вредителей на своих культурах, чтобы получить максимальный урожай и добиться прибыли. Энтомологи и консультанты по борьбе с вредителями помогали объединить оба эти стремления, и вся система некоторое время действовала. Сейчас почти всякий слышал о проблемах, перечисленных в предыдущем разделе. Все, заинтересованные в получении и охране урожая, должны теперь познакомиться с самым доступным решением этих проблем и принять его. Смит (Smith, 1962) резюмировал это решение такими словами: «Заботьтесь об экосистеме» и «избегайте разрушительных действий».

Еще некоторое время химическое подавление вредных насекомых будет оставаться самым надежным способом немедленного решения многих наших проблем (Huffaker, 1974). Но мы должны стремиться как можно скорее внедрять на различных культурах интегрированные системы подавления вредителей, уменьшая, насколько возможно, применение химикатов и тем самым продлевая период их эффективного использования. Поскольку вряд ли можно ожидать появления высокоспецифичных ядохимикатов, производители должны искать и пропагандировать вещества, имеющие хотя бы ограниченную избирательность, например действующие только против гусениц чешуекрылых, тлей или личинок двукрылых. Особенно важно избегать соединений, высокотоксичных для полезных организмов, например паразитических Hymenoptera и Diptera или хищных Coleoptera, Neuroptera и Hemiptera. Энтомологи и специалисты по борьбе с вре-

дителями должны разрабатывать способы и средства применения химических инсектицидов, чтобы в каждой ситуации сделать их более эффективными и избирательными. Они должны также развивать методы принятия решений по защите урожая с учетом всех аспектов агроэкосистемы. Следует организовывать и расширять образовательные программы для подготовки специалистов по рациональной организации борьбы с вредителями (Glass, 1975). Надо заставить понять фермера (и всех остальных), что поговорка «хорошее насекомое — только мертвое насекомое» неверна. Мы должны распространять в популярной форме представление об агроэкосистеме, равновесии популяции, экономическом пороге вредоносности и о достоинствах полезных организмов. Фермеру надо показать, что правильное применение несколько более дорогого избирательно действующего инсектицида в комбинации с другими методами подавления вредителей в конечном итоге окажется дешевле, чем использование веществ, которые сейчас обойдутся дешевле, но обработку которыми придется повторять бесконечно.

Укоренившийся стереотип мышления правительственных служащих, определяющих стратегию защиты растений, и психология потребителей тоже ответственны за задержку применения в практике сельского хозяйства биологического и интегрированного подавления вредителей. Конечно, в интересах здравоохранения необходимы некоторые стандарты чистоты и безвредности пищевых продуктов. Но многие из современных регламентаций основаны только на критериях внешнего вида и имеют мало общего или даже не имеют ничего общего с качеством продукта (Glass, 1975). В попытках устранить мельчайшие и совершенно безвредные фрагменты насекомых из поступающего в продажу свежезамороженного зеленого горошка или предупредить появление нескольких черных пятнышек на коже апельсина фермерам приходится прибегать к ненужному, излишнему использованию пестицидов. Так что экономический порог вредоносности оказывается ниже, чем он должен быть для получения питательной здоровой пищи. Применение пестицидов в избыточных количествах часто зачеркивает все успехи, достигнутые биологическим или интегрированным подавлением вредителей. Другой круг проблем связан с тем, что потребительские стандарты требуют однообразия в размере зерен или плодов, что может препятствовать введению генетического разнообразия культуры, необходимого для выведения сортов, устойчивых к вредителям (Day, 1972). Сейчас самое время произвести пересмотр излишне строгих стандартов. Смит (Smith, 1962) выразил этот аспект проблемы фразой: «Будьте реалистичны в определении экономического порога». Чтобы ослабить эти стандарты, надо лучше информировать потребителей о преимуществах интегрированного

подавления вредителей и сокращения использования пестицидов, а также о приемлемости сельскохозяйственных продуктов, выглядящих не совсем безупречно. Рекламный аппарат агрохимической промышленности, правительственных учреждений и торговли убедил потребителей в развитых странах, что хорошее яблоко не должно иметь никаких наружных дефектов. Во всех остальных уголках мира никто не замечает несколько пятнышек на фруктах или овощах, и никакого вреда от этого не бывает. Сейчас очень многие предпочитают фрукты и овощи, выращенные без применения минеральных удобрений, гербицидов и пестицидов, пусть даже не лишенные отдельных пятнышек или остатков насекомых. Мы не призываем к полному возврату к примитивному сельскому хозяйству, использовавшему только природные средства, но польза для здоровья от полученных в таком хозяйстве продуктов несомненна. Если тактика специалистов по рекламе способствовала тому, что покупатели стали требовать от продуктов прежде всего безупречного внешнего вида, пусть даже это связано с ущербом для окружающей среды, то, по-видимому, с таким же успехом удастся убедить покупателей в том, что можно улучшить качество среды, не сильно поступившись качеством продуктов, если они согласятся покупать вкусные персики, не всегда, может быть, безупречно красивые.

В связи с переходом к интегрированному подавлению вредителей необходимо пересмотреть правила и инструкции относительно применения инсектицидов, принятые правительственными учреждениями (Glass, 1975). В особой степени это относится к «биологическим инсектицидам», основанным на микробных патогенах насекомых или на продуктах их жизнедеятельности и не укладывающимся с легкостью в установленный порядок регистрации и регламент применения, разработанные для химических инсектицидов. Чтобы способствовать разработке «биологических инсектицидов», сейчас предлагается: выделить группы культур, повреждаемых одним и тем же вредителем, для которых требования к новым препаратам будут одинаковыми, понизить требования к эффективности препаратов, обеспечить возможность использования новых препаратов в интегрированном подавлении вредителей после получения разрешения на местном уровне (уровне штата).

Предпринимаемые во всем мире усилия с целью ограничить дальнейший рост народонаселения также требуют просветительской работы и повышения уровня образования. Самое прямое отношение к этой проблеме имеет энтомология. Продолжающийся рост населения вызывает соответствующий рост потребности в пище. Чтобы обеспечить эту добавочную пищу, ученые должны найти способы выращивания большого количества пищевых продуктов и сокращения потерь от вредителей. Как мы видели, ин-

тенсивное сельское хозяйство (фаза эксплуатации) в прошлом прямо приводило к увеличению расхода инсектицидов и оттесняло на задний план биологический и интегрированный метод подавления вредителей. Ограничение и стабилизация народонаселения прямо облегчили бы положение сельского хозяйства, которое сейчас вынуждено производить все больше и больше пищи, используя близорукие, неразумные с экологической точки зрения методы. В рациональном подходе к решению проблемы народонаселения лидирует Канадское энтомологическое общество. В 1970 г. его члены на Двадцатом общем собрании в г. Виннипеге (провинция Манитоба) приняли следующую резолюцию:

«...Канадское энтомологическое общество через своего президента активно поддерживает и поощряет разработку государственной политики по ограничению роста населения Канады и стабилизации его на экологически приемлемом уровне, а именно на таком, при котором будущим поколениям исходя из имеющихся ресурсов можно будет обеспечить приемлемый уровень жизни» (Corbet, 1970).

5.1.4. Современные примеры интегрированного подавления вредителей

Обсуждение трех недавних программ интегрированного подавления вредителей в весьма разнообразных экосистемах покажет полезность этого метода.

5.1.4.1. Декоративные насаждения в Калифорнии

В г. Беркли (Калифорния) недавно была предпринята очень эффективная и интересная программа интегрированного подавления вредителей для защиты 30 000 деревьев на улицах города (Olkowski et al., 1974). Программа представляла собой комплекс биологического, микробиологического, агротехнического и физического методов подавления вместе с осторожным применением химических инсектицидов по мере необходимости. Древесная флора Беркли состоит из 123 видов, многие из них завезены из других районов. Основными вредителями были три вида тлей, *Eucallipterus tiliae* (L.), *Tinocallis platani* (Kaltenbach) и *Tuberculoides annulatus (Hartig)*, которые нападают соответственно на липу, вяз и дуб черешчатый, аргентинский муравей *I. humilis* (Mayr) и несколько видов бабочек, особенно *Phryganidia californica* Packard, гусеницы которой питаются листьями дуба. Вредоносность тлей выражалась главным образом в интенсивном выделении медвяной росы.

Муравей *I. humilis* ассоциирован со всеми видами тлей и

активно защищая их от естественных врагов, способствует росту их популяций. Гусеницы вызывали дефолиацию, портили внешний вид деревьев и мешали горожанам.

Стержнем программы, разработанной городским Отделом рекреаций и парков с помощью кафедры энтомологии Калифорнийского университета, был ввоз и акклиматизация пяти видов паразитических насекомых из сем. Aphidiidae и Aphelinidae из Франции, Италии, Голландии и Чехословакии. Благодаря деятельности специфичных к хозяевам паразитов популяции тлей сократились до уровней, не заслуживающих внимания. Там, где это было необходимо, численность популяции аргентинского муравья была сокращена с помощью липких поясов на стволах, что позволило паразитам безнаказанно нападать на тлей. Для уменьшения кормовой базы тлей применяли выборочную подрезку крон лип, вязов, дубов и ясеней. Популяции гусениц *Ph. californica* и других листогрызущих и чешуекрылых избирательно и безопасно для окружающей среды подавляли при необходимости опрыскиванием имеющимися в продаже препаратами бактерии *B. thuringiensis*. По мере необходимости производилась локальная обработка инсектицидами. Например, в 1973 г. шесть деревьев ликвидамбра были обработаны диазиноном против вишневой ложнощитовки *Lecanium cerasorum* Cockerell. Другим недорогим, полезным и безопасным методом, заменяющим действие инсектицидов, является опрыскивание деревьев водой под высоким давлением. На больших деревьях при правильном выборе времени такой обработки и давлении воды до 43 атм многие насекомые просто смываются; наблюдающиеся при этом побочные явления незначительны и быстро проходят. Наконец, в интегрированную программу входило усиление сотрудничества горожан с персоналом Отдела рекреаций и парков. Прямой контакт с горожанами и раздача им печатных материалов о программе и ее полезности помогли преодолеть трудный период, когда выделение медвяной росы временно увеличивалось. Жалобы населения вызывали быструю реакцию, а незамедлительное изучение возникающих проблем способствовало разумным действиям для их разрешения.

Успешно проведенная программа в основном избавила от необходимости регулярно использовать химические инсектициды на улицах Беркли, и это экономит ежегодно 22 500 долл. за счет стоимости инсектицидов и рабочей силы. Кроме того, сократились вспышки вторичных вредителей, утихли жалобы горожан и уменьшилось загрязнение окружающей среды.

5.1.4.2. Истребление хлопкового долгоносика

Сейчас в южных районах штатов Миссисипи, Алабама и Луизиана проводится широкий производственный эксперимент по истреблению хлопкового долгоносика. Его план предусматривает совместное применение нескольких многообещающих современных методов подавления. Программа, состоящая из пяти этапов, должна показать возможность искоренения хлопкового долгоносика *A. grandis* (Rainwater, 1970; Cross, 1973). Еще не доказано, что этот вездесущий и опасный вредитель хлопчатника может быть действительно искоренен (Newsom, 1974). Есть надежда, что эксперимент позволит выработать многостороннюю эффективную систему подавления, которая позволит значительно сократить популяцию долгоносика и ограничить применение инсектицидов против него. Производители хлопка ежегодно терпят убытки из-за долгоносика в размере 200 млн. долл., и еще 75 млн. долл. ежегодно расходуется на подавление популяций (Cross, 1973). Почти треть всех инсектицидов, употребляемых ежегодно в США на сельскохозяйственных культурах, применяется против хлопкового долгоносика. Из-за этих обработок инсектицидами возник целый комплекс вторичных вредителей, утяжеливший заботы производителей хлопка.

Эту обширную программу поддерживают несколько правительственных учреждений штата и федерального правительства, а также компания «Cotton Incorporated». В предварительных опытах была показана эффективность каждого из этапов программы, и надеются, что их последовательное проведение даст необходимый результат. Серии обработок фосфорорганическими инсектицидами в конце лета и начале осени направлены на снижение уходящей на зимовку популяции имаго до самой низкой возможной плотности (Lloyd et al., 1966, 1967). Этому способствуют дефолиация растений, ранний сбор урожая и уничтожение послеуборочных остатков. Весной для приманивания и вылова максимально возможного числа перезимовавших долгоносиков применяются ловушки с феромоном — синтетическим грандлуром (Hardee et al., 1971; Leggett, Cross, 1971). Кроме того, ранней весной по периметру всех полей в зоне проведения эксперимента создаются приманочные посевы из 4—6 рядов морозоустойчивого сорта хлопчатника. Высокие дозы системного инсектицида альдикарба убивают всех перезимовавших долгоносиков, обитающих на этих растениях. Привлекательность приманочных посевов можно усилить, разместив на них ловушки с феромоном (Hardee et al., 1975). Для сева используются устойчивые к долгоносику сорта хлопка, а когда урожай начинает созревать, в определенные моменты проводят обработку инсектицидами, благодаря которой должен поддерживаться низкий уровень популя-

ции выживших жуков. И наконец, завершает программу этап наводнения экспериментальной зоны выращенными в лаборатории хемостерилизованными долгоносиками, за счет чего предотвращается всякое дальнейшее размножение (Hedin et al., 1973).

5.1.4.3. Вредители культур закрытого грунта

Методы интегрированной борьбы с вредителями все шире применяются в защите растений, выращиваемых в теплицах или оранжереях Англии, Голландии, Канады и США (Hussey et al. 1969; Woods, 1974). Это объясняется несколькими причинами. Сравнительно простая и строго контролируемая экосистема оранжереи более чувствительна к воздействиям со стороны человека, чем большинство других агроэкосистем. Интенсивное ведение хозяйства в закрытом грунте и большая ценность урожая вынуждает широко и часто использовать здесь пестициды, в результате чего у вредителей развивается высокий уровень устойчивости к ним. Поскольку площадь посевов в теплицах и оранжереях относительно невелика, химические компании не могут позволить себе разрабатывать специальные для них пестициды. Многие культуры, выращиваемые под стеклом, страдают от ядовитого действия применяемых пестицидов.

Особенно успешной была интегрированная программа против вредителей парниковых огурцов (Hussey, Bravenboer, 1971; Anonymous, 1972). Главный вредитель огурцов — красный паутинный клещик *Tetranychus urticae* Koch. Когда эффективное использование против него хищных клещей делает ненужным обработку акарицидами, на первый план выходят другие вредители: тепличная белокрылка *T vaporariorum* Westwood, табачный трипс *Thrips tabaci* Lindeman, хлопковая тля *A. gossypii* Glover, картофельная тля *Macrosiphum euphorbiae* Thomas и клещ *Tyrophagus longior* Gervais. Успех был достигнут при разработке специального метода искусственного заражения овощных или цветочных культур вредителями *T urticae, T vaporariorum* и *A. gossypii* с последующим точно рассчитанным выпуском их естественных врагов — хищного клеща *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) и перепончатокрылых паразитоидов *E. formosa* Gahan и *Aphelinus flavipes* Kurdjumov соответственно. В случае естественного неконтролируемого заражения этими вредителями скорость их размножения настолько велика, что вводимые позже полезные виды с ними не справляются. Вместе с выпусками перечисленных энтомофагов проводится уничтожение других вредных членистоногих и возбудителя мучнистой росы *Sphaerotheca fuliginea* Schlect. системными пестицидами с кратким сроком действия и безопасными для полезных видов. Потенциальная угроза для успеха этой программы заключается в развитии различных

гусениц, но с ними можно успешно бороться путем обработки патогенными микроорганизмами, например *Bacillus thuringiensis.*

5.1.4.4. Другие примеры

Приведенные примеры уже дают некоторое представление о возможностях метода интегрированной борьбы с вредными насекомыми, но в разных странах сейчас изучаются десятки других систем, которые также заслуживают внимания (Brader, 1975a, c). К сожалению, мы можем кратко упомянуть лишь о нескольких характерных примерах. Программа борьбы с яблонной плодожоркой *Laspeyresia pomonella* в яблоневых садах провинции Британская Колумбия методом выпуска стерильных самцов привела Майера и Бейрна (Mayer, Beirne, 1974) к необходимости изучить влияние меньших доз инсектицидов на некоторых потенциальных вредителей-листоверток. Эти авторы пришли к выводу, что уменьшение доз инсектицидов будет способствовать деятельности эндемичных естественных врагов, не допускающих превращения листоверток в настоящих вредителей. Провербс и др. (Proverbs et al., 1975), используя метод выпуска стерильных самцов в полевых экспериментах, показали, что этот вывод справедлив и в отношении некоторых других вредителей яблонь. Они указали, что вести химическую борьбу необходимо только с немногими видами. В работе Хорбера (Horber, 1974) рассматривается метод интегрированного использования умеренно устойчивых сортов люцерны и обработки инсектицидом для борьбы с люцерновым долгоносиком в штате Северная Каролина. Выращивание устойчивых сортов позволило отодвинуть обработку инсектицидом на более поздний срок и отменить одну из двух обычно применяемых обработок без значительной потери в урожае. Армбраст (Armbrust, 1974) обсуждает практические аспекты интегрированного использования естественных врагов, агротехнических мероприятий и обработок инсектицидами для борьбы с люцерновым долгоносиком, Моррис (Morris, 1972), а также Моррис и Армстронг (Morris, Armstrong, 1975) обнаружили, что против некоторых листогрызущих вредителей леса можно с успехом применять наряду с сублетальными дозами нескольких химических инсектицидов бактерию *B. thuringiensis.* Во многих случаях такое комбинирование давало больший эффект, чем использование каждого из методов в отдельности, и, что, быть может, еще более важно, кормовая активность насекомых при этом подавлялась более эффективно; тем самым значительно уменьшался вред, приносимый этими насекомыми. Джентри и др. (Gentry et al., 1969) рассмотрели систему защиты сигарных сортов табака во Флориде, благодаря которой применение инсектицидов сокра-

тилось на 75% без значительного возрастания ущерба от насекомых. Обработка системным инсектицидом до посадки подавляла популяции шершавой блошки *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer) и персиковой тли *Myzus persicae* (Sulzer), а для борьбы с совкой *H. virescens* (F.) и капустной металловидкой *T. ni* (Hübner) применялись ловушки с ультрафиолетовым светом. Позже при необходимости проводилась обработка препаратом *B. thuringiensis* и быстро разрушающимися контактными инсектицидами.

5.2. Взгляд в прошлое, настоящее и будущее

С тех пор как человек начал заниматься земледелием, насущно необходимой заботой для него стала защита растений от вредителей. Многие из ранних методов защиты урожая зависели от религиозных верований и магии, тем не менее некоторые способы, использовавшиеся еще на заре развития сельского хозяйства, как теперь выясняется, по-видимому, характеризовались теми или иными рациональными чертами (Smith, Secoy, 1975). Многие из этих методов основывались на использовании растений, животных или продуктов их жизнедеятельности для уничтожения вредных организмов, поэтому их можно считать предшественниками методов биологической борьбы с вредителями. Первобытные земледельцы использовали то, что было под рукой, потому что у них не было другого выбора, но по мере развития цивилизации становились все более доступными другие методы. Еще один метод биологической борьбы, а именно использование устойчивых к повреждению вредителями растений-хозяев, применялся для увеличения урожаев. Кроме того, всегда были популярны механические методы, например ручной сбор насекомых, а вскоре были изобретены и примитивные химические методы. Фермеры комбинировали различные доступные им методы в зависимости от выращиваемой культуры, локальных климатических условий и обилия вредителей и от того, какой метод, по их мнению, оказался наилучшим. При этом особый упор делался на те способы, которые давали самый большой и немедленный положительный результат. Развитие технологии и прогресс агрономической науки привели к возникновению динамической системы методов борьбы, популярность отдельных компонентов которой росла и падала по мере того, как появлялись и забывались новые усовершенствования. Практика биологического подавления вредных насекомых в разных формах не была исключением. Особенной популярностью пользовалась эта практика вскоре после успешного осуществления программы по борьбе с австралийским желобчатым червецом в Калифорнии, а затем после второй мировой войны, в период бурного развития синтетических органических инсектицидов, популярность ее резко упала. В настоящее

время интерес к значению и возможностям биологического подхода к подавлению вредных насекомых вновь возрос, а поскольку такой подход лежит в основе рациональной организации борьбы с вредителями, можно думать, что в будущем он займет достойное место среди методов биологической борьбы.

5.2.1. Прошлые успехи

Ранняя энтомологическая литература частично посвящена выявлению и описанию различных естественных факторов, вызывающих гибель насекомых в их местообитаниях; к числу таких факторов относили болезни, хищников, паразитоидов и экстремальные погодные условия. Со временем накапливалось все больше данных, свидетельствующих о роли этих факторов в выживании насекомых, а также в том, станут ли они вредителями. Это привело к развитию современной научной теории биологической борьбы. Изучение естественных врагов и вопросов, связанных с естественным регулированием, во все больших масштабах продолжается и сейчас. Заметив, что естественные процессы в одинаковой степени влияют на гибель и сокращение популяций как вредных, так и безвредных насекомых, энтомологи начали искусственно воздействовать на эти процессы, особенно часто используя при этом паразитоидов и хищников. Иногда исследователей постигала неудача и им не удавалось достичь сокращения численности популяции вредителя, иногда же успех сопутствовал им, правда, не всегда в одинаковой степени.

До сих пор еще никто не установил полных и точных критериев, по которым можно было бы судить об успешности биологического подавления вредных насекомых. Некоторые авторы пытались анализировать этот вопрос, однако они исходили из узкого классического понимания метода биологической борьбы; с более широких позиций современного понимания данного метода анализ успехов, достигнутых биологическим подавлением вредных насекомых, еще не проводился. В большинстве обзоров, посвященных успехам, достигнутым с помощью метода биологической борьбы, рассмотрены только те программы, в которых были предусмотрены активный ввоз и выпуск паразитоидов и хищников. Программы, в которых использовались патогенные микроорганизмы или нематоды, в которых применялся перевоз полезных организмов внутри страны, выпуск их методом наводнения, создание благоприятных условий для естественных врагов и сохранение их местных видов, случайные интродукции полезных видов и конкурентное вытеснение, обычно не учитывались. В таких обзорах часто опускаются случаи использования птиц, млекопитающих и других высших организмов, и пока никто не учитывал программы с использованием устойчивых хозяев, автоцидного

или других генетических методов, а также программы с применением феромонов, гормонов или антифидантов. Некоторые из этих неучтенных примеров биологического подавления вредных насекомых могли бы значительно увеличить общее число зарегистрированных успешных случаев — это, например, широкое использование устойчивых сортов культурных растений или применение патогенных микроорганизмов (*B. thuringiensis*). Другие методы, такие, как генетические, или методы с использованием феромонов и гормонов разработаны столь недавно, что практические успехи либо еще не достигнуты, либо число таких успехов незначительно по сравнению с числом успехов, достигнутых с помощью классических методов. При составлении полных обзоров прошлых успехов в биологическом подавлении вредных насекомых возникает еще одна проблема, состоящая в том, как подсчитывать программы, в которых использовались, например, *B. thuringiensis* или наводняющие выпуски видов *Trichogramma* или *Encarsia formosa,* если каждая программа включала несколько повторных успешных интродукций полезного вида за продолжительный период времени.

Наконец, еще одна проблема такого рода — что считать успехом? Много путаницы в этот вопрос вносит мнение некоторых авторов (Turnbull, Chant, 1961; National Academy of Sciences, 1969a), считающих, что ввоз естественных врагов редко бывает удачным. Может быть, и верно, что 80% завезенных видов не удается акклиматизироваться (DeBach, 1964b), но это вовсе не означает, что такой же процент программ по интродукции оказывается безуспешным. Если из множества завезенных для борьбы с данным вредителем полезных видов акклиматизируются всего один или два, то популяция, служащая в данном случае мишенью, будет подавлена. Поэтому правильнее оценивать успех по тому, какой процент из намеченных видов-вредителей был действительно подавлен биологическими методами. Суитмен (Sweetman, 1958) причисляет к успешным «только те примеры или случаи, когда полученные результаты были настолько благоприятными, что позволяли полностью или в значительной мере отказаться от других методов борьбы». Он не учитывал случаи временного, локального или частичного успеха, хотя признавал, что такие примеры в совокупности, возможно, имеют большее значение, чем приводимые им в списке явные успехи. Другие авторы сочли успешными большее число программ, но, давая оценку их успешности, они классифицировали их по степени или роду успеха. Например, Монро (Munroe, 1971) делит канадские программы по биологическому подавлению вредных насекомых на три категории: полный успех, частичный успех и неудача. Программы с использованием метода наводнения делятся на классы: экономический успех, методологический успех, программы с пер-

спективами развития и неудачи. Де Бах (DeBach, 1964b, 1972) выделил полный, значительный и частичный уровни подавления насекомых, руководствуясь в своих оценках интересами экономики. К полностью успешным он отнес такие программы, в которых численность какого-то основного вредителя важной сельскохозяйственной культуры поддерживается постоянно и на обширной области на уровне, не имеющем экономического значения, причем для этого не применялись инсектициды. Программы со значительным уровнем подавления насекомых приносят меньше выгод, так как в этих случаях либо вредитель или культура не столь важны с экономической точки зрения, либо область распространения вредителя или культуры менее обширна, либо при этом в дополнение к действию полезного организма иногда требуется применение инсектицидов. К программам с частичным уровнем подавления насекомых относят такие случаи, когда биологическое подавление вредителей дало некоторый результат, уменьшив затраты на обработку инсектицидами или иные расходы, но все же эти затраты остаются совершенно необходимыми.

Несмотря на все трудности, с которыми сталкиваются различные исследователи при сведении воедино результатов разных аспектов биологической борьбы с вредными насекомыми, в этой задаче были достигнуты немалые успехи. Пожалуй, ближе всех к полной оценке различных аспектов биологического подавления вредных насекомых подошел Де Бах (DeBach, 1972). Справедливо указывая на то, что до сих пор большинством успехов мы обязаны классическому методу биологической борьбы, он также отмечает, что изменение условий среды и агротехнические мероприятия в свою очередь принесли значительные практические успехи. Все же Де Бах крайне осторожно говорит о теперь уже неоспоримой ценности устойчивых сортов, явно преуменьшая их значение в мировом масштабе. Он правильно не включил в свой анализ другие методы биологического подавления насекомых, кроме периодических выпусков, поощрения и сохранения имеющихся естественных врагов, так как пока их роль в общем невелика. В последнем обзоре Де Бах (DeBach, 1972) провел более широкий по сравнению с предыдущим анализ успехов биологического метода (DeBach, 1964b), включив в него в основном результаты интродукции новых паразитоидов и хищных беспозвоночных. Быть может, в обзоре результатов по биологическому подавлению вредных насекомых не следует придавать особого значения ввозу новых естественных врагов (Munroe, 1971). Во-первых, потому, что выгодное соотношение затрат и прибылей, характерное для метода интродукции, как в известном случае с успешным подавлением австралийского желобчатого червеца, далеко не всегда реально, и, во-вторых, потому, что весьма прак-

тичные и гибкие методы, имеющие ограниченные цели, становятся все менее привлекательными.

Но, поскольку исчерпывающего обзора не существует, рассмотрим кратко недостаточно полный анализ Де Баха (DeBach, 1972). Постоянному биологическому подавлению популяций с помощью завезенных естественных врагов в разной степени подверглось не менее 120 видов вредных насекомых из 9 отрядов. Достигнуто частичное подавление 30 видов, подавлены значительно 48, и 42 вида считаются полностью подавленными завезенными энтомофагами. Если учесть еще успешные повторения некоторых программ в других странах с теми же вредителями, то число успешных программ во всем мире до 1970 г. составит 253. К 1975 г. эта цифра, видимо, могла увеличиться благодаря новым успехам еще не менее чем на 10% (DeBach, 1974). Дальнейший анализ таблиц в работе Де Баха показывает, что 120 видов насекомых, с успехом подвергавшихся биологическому подавлению, составляют 54% общего числа видов (223), против которых предпринимались попытки такого подавления. Как подчеркивает Де Бах (DeBach, 1974), по всему миру отмечено около 5000 видов-вредителей, и любопытно, что при шансах на успешное подавление 54 из 100 метод завоза естественных врагов испытан только против 5% вредителей (т. е. против 253 видов). Даже если не считать случаи частичного успеха, четыре шанса из десяти за то, что ввоз полезного вида полностью или почти полностью устранит необходимость дальнейшего подавления инсектицидами.

Внушительные результаты дает и экономическая оценка достигнутых успехов в биологическом подавлении вредных насекомых. Используя как пример калифорнийские результаты с классическими биологическими методами, Комитет научных советников президента США (President's Science Advisory Committee, 1965) пришел к заключению, что каждый доллар, вложенный в исследование и применение этих методов, за 1923—1959 гг. дал 30 долл. прибыли. Соответствующая оценка для применения инсектицидов в лучшем случае составляет только 5 долл. прибыли на каждый вложенный доллар. Прибыли от ввезенных естественных врагов продожают увеличиваться даже сейчас без дополнительных расходов, а химическую обработку приходится повторять вновь и вновь. Кроме того, в этих данных не учтена огромная, но с трудом поддающаяся оценке польза для окружающей среды, которую приносит замена химических методов подавления вредителей постоянно действующими и безопасными биологическими методами. Другие оценки Комитета дают примерно такие же соотношения для иных аспектов биологического подавления вредных насекомых. Например, истребление мясной мухи *Cochliomya hominivorax* на юго-востоке США дало не менее

10 долл. на каждый доллар, вложенный в течение пятилетней программы, и даже сейчас поступление прибылей от этих денег продолжает все более увеличиваться. Каждый доллар, затраченный на подбор нужных сроков сева и получение устойчивых сортов для борьбы с гессенской мухой, ежегодно дает 15 долл. Другой выдающийся случай, который не поддается точной оценке,— спасение цитрусовых, выращивание которых обходится в миллионы долларов, от австралийского желобчатого червеца, на что было затрачено менее 5000 долл. Монро (Munroe, 1971) указывает, что такой экономический анализ вызывает некоторые сомнения, поскольку проводился лицами, оценки которых в силу их профессиональных интересов могут показаться субъективными, тем более что экономисты до сих пор строго не проверяли результаты такого анализа. Но прибыли от проведенных успешных программ настолько очевидны и огромны, что крайне маловероятно, чтобы даже самая совершенная и критическая проверка могла бы их существенно уменьшить.

Остается подчеркнуть еще один момент в отношении успехов биологического подавления вредных насекомых в прошлом, а именно широту его применимости. Во всех географических и климатических областях, где бы ни проводилось его серьезное испытание, он принес существенные успехи. Правда, не каждая отдельная программа оказалась успешной, но ценность для сельского хозяйства и общества тех из них, которые привели к успеху, настолько велика, что она с лихвой покрывает все расходы на проведение всех программ. Наибольшие шансы на успех имеют, видимо, детально продуманные, хорошо организованные и правильно финансированные проекты. Но бывает и так, что минимальные усилия дают максимальный результат, например при перевозке уже оправдавших себя полезных организмов из одной страны в другую. Де Бах (DeBach, 1972) подчеркивает, что при использовании классического биологического метода ввоза естественных врагов наибольший успех получают при больших затратах труда и средств. Так, свыше половины из 253 успешных программ, перечисляемых Де Бахом, проведены в тех 10 странах и штатах, где поддержка исследований и усилия ученых были наибольшими. Основной фактор, определяющий степень успеха метода в данной области,— это заинтересованность в нем и прилагаемые усилия, а не климат, географическая изоляция, географическая широта или тип культуры. Пайнтер (Painter, 1966) также указывает, что во всех случаях, когда предпринимались достаточно обширные исследования, у культурных растений удавалось обнаружить генетически определяемые признаки устойчивости к вредителям. Сейчас, когда все чаще выявляется использование насекомыми химических способов связи и расширяются наши знания о строении и функции феромонов, становится

ясно, что для этих веществ характерно почти универсальное распространение среди насекомых. Если в будущем мы сможем разработать эффективные методы использования этих знаний против вредных насекомых, то в нашем распоряжении окажется еще одно биологическое оружие широкого спектра действия. Подобным же образом после достаточного изучения могут оказаться широко применимыми и другие методы биологической борьбы с насекомыми.

5.2.2. Современное положение

Сейчас метод биологического подавления вредных насекомых находится в переходном периоде. Значение самого термина расширилось, так что он стал включать, помимо относящегося сюда по-прежнему классического метода интродукции энтомофагов, большой диапазон методов, в основе которых лежат биологические закономерности. Существует большое число специальных работ, посвященных критическим оценкам различных программ, которыми пользовались в прошлом и пользуются в настоящем, а также работ с перспективными планами на будущее.

Недавно появился целый ряд критических оценок прошлых программ и достижений (Commonwealth Institute of Biological Control, 1971; Greathead, 1971; Rao, 1971; Rao et al., 1971; Sailer, 1972; Hagen, Franz, 1973; Mertins, Coppel, 1974), в которых авторы пытаются рассмотреть события и факты в их перспективе и конструктивно оценить наше современное положение и пути в будущее. Такие труды особенно важны, так как в них указаны не только наши достижения, но также ошибки и недостатки, что позволяет нам наметить дальнейший путь, избежав, надо надеяться, подобных ошибок в будущем. Например, пересмотр прежних программ в свете теперешних более обширных знаний привел к тому, что удалось обнаружить ряд проектов, которые в свое время были оставлены, как имеющие мало шансов на успех. В Европе и Японии возобновились попытки по отысканию новых, более эффективных полезных видов, которые могли бы нападать на непарного шелкопряда и японского жука на востоке США. Ученые Канады пытаются акклиматизировать новые, более эффективные линии паразитоида лиственничного пилильщика *Mesoleius tenthredinis,* чтобы противодействовать недавнему уменьшению его роли из-за возникновения устойчивости к нему у хозяина. Европейская ихневмонида *Olesicampe benefactor* Hinz может оказаться даже еще более полезной в восстановлении биологического регулирования численности пилильщика. Канадцы рассматривают также возможность реинтродукции ихневмониды *D. nana* (Gravenhorst) из Европы, где она является самым многочисленным паразитоидом лиственничной чехлоноски. Хотя

на востоке Северной Америки борьба с чехлоноской ведется биологическим методом, недавние вспышки ее численности на западе континента вызвали озабоченность и возобновление интереса к ввозу паразитоида. Среди других ценных уроков, извлеченных из прошлого опыта, можно назвать следующие: 1) важность фаунистических работ, выясняющих видовой состав вредителей и полезных видов, уже имеющихся в данной местности (Anonymous, 1974; Heath, Perring, 1975), а также важность сопутствующих подробных таксономических исследований, 2) необходимость большего внимания к исследованиям популяций и 3) необходимость в усовершенствованных методах оценки результатов после проведения программ.

Метод биологической борьбы с вредными насекомыми сегодня находится в самом благоприятном положении, в котором он когда-либо находился, начиная с 1890-х гг. В последнее время и у энтомологов, и у широкой публики значительно возрос интерес к вопросам охраны окружающей среды и экологических последствий всей деятельности человека. Признание опасности для человека и природы некоторых химических инсектицидов привело к ограничению их использования и абсолютному запрету ряда инсектицидов в некоторых странах. Развитие у насекомых устойчивости к отдельным инсектицидам также способствовало их исключению из программ подавления, а за этим последовал рост интереса к другим средствам подавления насекомых. Изменение соотношения между химическими и биологическими средствами подавления вредителей, к сожалению, привело к разделению специалистов на два лагеря, каждый из которых упорно стоит за тот или другой метод и за полное исключение конкурентного метода. Это не только неразумно, но и в большинстве случаев не нужно. Насколько можно предвидеть, в будущем нам будут необходимы оба метода. С тех пор как этот конфликт серьезно разыгрался в начале 1960-х гг., произошло значительное его смягчение, и теперь почти все здравомыслящие специалисты стоят за рациональную систему интеграции этих элементарных подходов.

Биологическое подавление вредных насекомых заняло сегодня постоянное главенствующее положение в концепции интегрированного подавления вредителей. В некоторых случаях для успешного регулирования численности насекомых-вредителей достаточно той или иной формы биологического подавления их популяций. В других случаях это подавление может дополняться каким-то другим методом, и, наконец, в-третьих, оно играет лишь вспомогательную роль. Важно то, что эффективное использование биотических агентов стало сейчас методом, который следует учитывать и широко применять во всех случаях, когда это только возможно.

5.2.3. Будущие направления

В предстоящие годы специалисты по биологическому подавлению вредных насекомых должны продолжить расширение и углубление своих усилий. Наметившиеся современные тенденции в этом направлении вызывают одобрение.

Например, недавно появился интерес к теоретическим исследованиям в областях, играющих большую роль в биологическом подавлении вредителей. Популярными областями сейчас стали такие важные дисциплины, как биология, экология, биосистематика, этология, биохимия, биология развития и динамика популяций, о чем свидетельствует все возрастающее число научных статей и обзоров (см., например, Smirnoff, 1973). Это особенно приятно, так как дальнейшее развитие эффективного биологического подавления вредных насекомых в значительной степени зависит от того, достаточно ли полными и полезными будут эти основные данные и выведенные из них принципы, а также от того, верно ли они будут применяться. Залог успеха любого метода подавления вредителей — *точное знание биологии того насекомого, с которым ведется борьба.* Однако несмотря на важность расширения теоретических исследований, следует уделять должное внимание и применению результатов этих исследований на практике. Оба направления должны развиваться параллельно. Увеличение объема теоретических знаний должно привести к уменьшению эмпиричности будущих программ биологического подавления вредных насекомых, а следовательно, к увеличению их шансов на успех. Для усовершенствования методов биологической борьбы с вредными насекомыми требуется больше конкретных знаний об этих насекомых, о полезных организмах и продуктах их жизнедеятельности. А расширение применения интегрированных методов подавления вредителей в свою очередь зависит от развития усовершенствованных методов биологического подавления, которые служат их основой.

Увеличение числа работ в различных областях биологического подавления насекомых может привести также к появлению новых специализированных журналов, подобных журналам «Environmental Entomology» или «Journal of Chemical Ecology», которые начали издаваться совсем недавно. Это улучшит распространение новой важной информации среди тех, для кого она особенно интересна и существенна.

Больше внимания следует обращать на потенциальную опасность или побочные эффекты биологического подавления вредных насекомых (Smith, 1973). Неправильно было бы считать, что только химические методы подавления вредителей наносят ущерб окружающей среде (Munroe, 1971). Например, изменение условий среды в небольшом или обширном районе, направлен-

ное на подавление популяций какого-то вида-мишени, может губительно отразиться на других, безвредных или полезных обитателях этого же района. Поэтому следует соблюдать осторожность и не применять феромоны, гормоны или антифиданты без предварительной токсикологической проверки. При недостаточной осторожности генетическая борьба с вредителями может дать мутантные популяции, более вредоносные, чем исходная, или достаточно измененные, чтобы вредить каким-то другим образом. Классические агенты, используемые в биологической борьбе, также не неизменны. Используемые сейчас агенты часто высокоспецифичны и потому считаются безопасными; но специфичность изменчива, а способность к изменению и частота изменчивости полезных видов изучаются редко. У паразитоидов и хищников такие изменения маловероятны, но у микроорганизмов они вполне возможны. Эта возможность — основное препятствие к правительственному разрешению на использование патогенных вирусов насекомых в подавлении вредителей (Laird, 1973; Djerassi et al., 1974). Спорообразующие бактерии, как *B. popilliae* и *B. thuringiensis,* пока одинаково удовлетворяют и исследователей, и правительственные учреждения, однако остаются серьезные сомнения в отношении безопасности неспорообразующих бактерий, таких, как *Pseudomonas aeruginosa* (Schroeter) *Migula* и *Serratia marcescens* Bizio (Heimpel, 1971). Безопасность повсеместного использования в борьбе с комарами *Gambusia affinis* тоже оказалась под вопросом, так как гамбузия нарушает равновесие экосистемы (Hurlbert et al., 1972; Smith, 1973). Наконец, по мере того как повышается эффективность некоторых методов биологического подавления вредных насекомых (например, конкурентного вытеснения, автоцидного метода), может возникнуть реальная проблема полного истребления видов-вредителей. Разумно было бы рассмотреть возможные последствия для природы в целом такого уничтожения отдельных видов или даже последствия почти полного истребления одного из компонентов экосистемы (DeBach, 1964c). На современном этапе развития науки нам кажется, что вредные последствия применения химических инсектицидов намного перевешивают побочные эффекты биологического подавления насекомых-вредителей, однако для принятия окончательных решений в будущих интегрированных программах необходимы более полные данные.

Наконец, следует подробнее остановиться на предположении некоторых критиков о том, что с потенциального «резервуара насекомых», поддающихся подавлению биологическим методом, уже «сняты сливки» (Taylor, 1955). Есть данные, опровергающие это мнение. Например, все еще отмечаются случаи подавления вредителей в результате ненаправленной иммиграции по-

лезных организмов (DeBach, 1974), а это означает, что такой же положительный результат мог бы быть получен при активном вмешательстве человека, если бы еще раньше была предпринята такая попытка. Кроме того, если учесть, что во всем мире с помощью ввоза энтомофагов пытались подавить всего 5% видов-вредителей, то становится ясно, что впереди нас ожидают гораздо большие успехи. Учтем еще и оценку Таунса (Townes, 1972), по которой 70% паразитических Hymenoptera еще не открыто, а биология 97% всех видов, по сути дела, совершенно неизвестна. Мы видели также (разд. 5.2.1), что успех программы в значительной мере зависит от размаха предварительных исследований и что лишь несколько стран мира и несколько штатов в США уделили биологическим методам достаточно внимания. О возрастающей, а не снижающейся роли биологического подавления вредных насекомых говорит и все уменьшающееся доверие к химическим методам. По мере того как эти старые способы будут оказываться бессильными или будут запрещаться, их место займут биологические методы. Многие из этих методов разработаны так недавно, что сейчас невозможно даже оценить перспективы их широкого применения. По мере оскудения энергетических ресурсов производство пищи, связанное с большим потреблением нефти для получения пестицидов и удобрений, будет становиться менее рентабельным и все больше внимания будет уделяться биологическим средствам подавления вредителей (Pimentel et al., 1973). Наконец, несмотря на все более строгие законы о карантине на вредителей и на меры по недопущению их расселения, быстрота и глобальность современных видов транспорта делает вероятным тот факт, что и в дальнейшем во всем мире будут отмечаться новые случаи акклиматизации завезенных вредителей. В будущих программах их подавления прежде всего надо будет учитывать возможность интродукции естественных врагов. Даже если «сливки уже сняты», в предстоящие годы все больше этих «сливок» будет всплывать на поверхность.

Может быть, расширение усилий по биологическому подавлению вредных насекомых лучше всего отражается в изменении значения самого термина, который теперь относится не только к ввозу полезных организмов, но охватывает многие другие рассмотренные нами аспекты. Расширение усилий в традиционной области использования полезных организмов принесет с собой: 1) повышенное внимание к применению отобранных биотипов, линий и гибридов паразитоидов, хищников и патогенных микроорганизмов, 2) поиски местных полезных агентов и поощрение их, как традиционных, так и новых (например, планарий, гидр), 3) использование энтомофагов, ассоциированных с видами, близкородственными виду-вредителю либо в таксономическом, либо

в экологическом отношении, 4) усилия по гармоничному использованию двух или нескольких полезных видов с появлением эффекта синергизма (например, нематод с *B. thuringiensis*) и 5) усилия по улучшению распространения и устойчивости микробных агентов, например, путем выпуска обработанных ими снаружи вредителей или паразитоидов и хищников либо латентно зараженных вредителей (Franz, 1964a). Продукты жизнедеятельности живых организмов несомненно найдут более широкое применение в подавлении вредителей. Будущее кажется особенно многообещающим для феромонов насекомых, естественных и синтетических гормонов и антифидантов, хотя, как считают Джерасси и др. (Djerassi et al., 1974), правительственные регламентации на их разработку следует сделать менее строгими. Естественные химические агенты с большой избирательностью воздействия на насекомых, например пиретрины, бактериальные эндотоксины (Somerville, 1973), фермент хитиназа из куриных желудков (Smirnoff et al., 1973) и токсичные метаболиты энтомопатогенных грибов, (Roberts, 1973),— другие примеры потенциально ценных веществ. Кроме того, специалисты по биологическому подавлению вредных насекомых будут все более интересоваться методами изменения окружающей среды и агротехническими методами, особенно в целях поощрения и сохранения естественных врагов. Древняя наука выведения устойчивых к вредителям сортов приобретает новый, все возрастающий размах, о чем свидетельствует выведение сортов, давших основу «зеленой революции». Различные методы генетических воздействий на насекомых-вредителей в дальнейшем будут, несомненно, совершенствоваться и найдут широкое применение в практике.

Расширение биологической борьбы с вредителями должно выразиться не только в увеличении интереса к неклассическим, современным методам. Следует учесть очень важный момент, а именно надо сделать так, чтобы информация о практическом применении биологических методов подавления вредителей стала более доступной для фермеров, энтомологов-практиков и других специалистов, от которых зависит принятие решений. Химические методы остаются важной частью технологии подавления вредителей во многом потому, что существует прекрасно налаженная система информации и рекламы. По мере разработки биологических методов следует поощрять развитие столь же эффективной системы информации для внедрения научных достижений в практику (Djerassi et al., 1974). Для того чтобы руководители, принимающие решения о подавлении вредителей, выбрали соответствующий биологический метод, они должны знать о том, что наряду с химическими методами существуют не менее эффективные биологические. Некоторые новые достижения, обсуждавшиеся в разд. 5.1, в этом отношении многообещающи. Сейчас

делается упор на подготовку широко образованных специалистов по рациональному управлению борьбой с вредителями (Glass, 1975) для работы и в правительственном секторе (в учреждениях штатов и университетах), и в частном (в консультирующих фирмах). Это позволяет надеяться, что все больше внимания будет уделяться применению и интеграции самых безопасных, эффективных и экономических методов подавления вредителей.

Третий аспект расширения усилий по биологическому подавлению вредных насекомых состоит в росте международного сотрудничества. Информация о новых и лучших методах биологического подавления вредителей должна распространяться не только внутри тех стран, где они разработаны, но и в других странах. Известно, что некоторые страны проводят очень активные исследования в данной области; такие страны обязаны обеспечить и менее развитым странам возможность получить пользу от новых разработок. В прошлом международное сотрудничество было важной составной частью биологического подавления вредных насекомых, особенно в отношении классического метода интродукции чужеземных естественных врагов в новые для них страны. Две координирующие организации, Институт биологической борьбы Британского содружества наций и Международная организация по биологической борьбе, хорошо работали в прошлом и заслуживают активной поддержки, в том числе финансовой, в будущем. В последнее время МОББ демонстрирует динамичные и многообещающие признаки роста, активности и кооперации в пропаганде биологического подавления вредителей по всему миру. Ввоз и вывоз полезных организмов осуществлялись между самыми разнообразными частями земного шара, однако немало перспективных областей еще почти не изучено в отношении присутствия там полезных видов. Очень слабо изучены континентальные районы КНР, мало видов экспортировано с огромных пространств Советского Союза, мало затронута крайне богатая биота Японии. Сходным образом, огромная, во многом еще неизвестная фауна Африканского континента тоже может дать многообещающие виды, хотя акклиматизация тропических видов в странах с умеренным климатом — дело очень трудоемкое. Мексика, страны Центральной и Южной Америки также мало изучены в этом отношении, однако именно в высокогорных районах этих стран, по-видимому, легче найти виды, более приспособленные к умеренному климату.

Наконец, мы должны постоянно помнить, что основная проблема современного мира — рост народонаселения. Не говоря уже о других последствиях этого роста, он требует увеличения количества пищевых продуктов. Подавление вредителей жизненно необходимо для достижения этой цели. Но рост численности людей делает наш мир тесным для жизни. Разнообразнейшая деятель-

ность живых существ все чаще приводит их в конфликт друг с другом, с окружающей средой и с основными интересами человечества. Поэтому на подавление популяций вредных насекомых уже нельзя смотреть как на ограниченную задачу; необходимо рассматривать ее как часть всей стратегии рационального использования природных ресурсов. Польза от подавления вредителей (например, увеличение урожая) обычно значительна, но иногда вред, наносимый при этом обществу и природе, оказывается значительно больше, и часто он ощущается на больших расстояниях от места применения того или иного способа. Поэтому очень важно, чтобы энтомологи, и особенно специалисты по биологическому подавлению вредных насекомых, принимали активное участие в разработке решений по рациональному использованию природных ресурсов (Munroe, 1971; Smith, 1972), так как только таким образом можно полностью выявить полезный эффект биологического подавления насекомых-вредителей. Отдельные аспекты процесса принятия решений еще не собраны воедино, но такое время настанет, и мы должны быть готовы активно в нем участвовать.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ackermann H.-W., Smirnoff W. A., Bilsky A. Z. (1974), Structure of two phages of *Bacillus thuringiensis* and *B. cereus*, Can. J. Microbiol., **20**, 29—33.

Adams C. H., Cross W. H., (1967), Insecticide resistance in *Bracon mellitor*, a parasite of the boll weevil, J. Econ. Entomol., **60**, 1016—1020.

Afzal M., Ghani M. A., (1948). Studies on the cotton jassid (*Empoasca devastans* Distant) in the western Punjab. XIII. Method of cotton breeding for jassid resistance, J. N. Y. Entomol. Soc., **56**, 209—218.

Afzal M., Rajaraman S., Abbas M. (1943). Studies on the cotton jassid (*Empoasca devastans* Distant) in the Punjab. III. Effect of jassid infestation on the development and fibre properties of the cotton plant, Indian J. Agr. Sci., **13**, 192—203.

Agarwal R. A. (1969). Morphological characteristics of sugarcane and insect resistance, Entomol. Exp. Appl., **12**, 767—776.

Aitken T. H. G, Trapido H., 1961. Replacement phenomenon observed amongst Sardinian Anopheline mosquitoes following eradication measures. In: The Ecological Effects of Biological and Chemical Control of Undesirable Plants and Animals, Leiden, E J Brill, pp. 106—114.

Aizawa K., 1971. Strain improvement and preservation of virulence of pathogens. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic, pp. 655—672.

Aizawa K., Fujiyoshi N., 1968. Selection and breeding of bacteria for control of insect pests in the sericultural countries. In: Proceedings of the Joint United States-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests, Fukuoka, U. S.-Japan Comm. Sci. Coop., pp. 79—83.

Albrecht H. R., Chamberlain T. R. (1941). Instability of resistance to aphids in some strains of alfalfa, J. Econ. Entomol., **34**, 551—554.

All J. N., Benjamin D. M. (1975). Deterrent(s) in jack pine, *Pinus banksiana*, influencing larval feeding behavior and survival of *Neodiprion swainei* and *N. rugifrons*, Ann. Entomol. Soc. Am., **68**, 495—499.

Allen D. C., Knight F. B., Foltz J. L. (1970). Invertebrate predators of the jack-pine budworm, *Choristoneura pinus* in Michigan, Ann. Entomol. Soc. Am., **63**, 59—64.

Allen G. E., 1968. Evaluation of the *Heliothus* nuclear polyhedrosis virus as a microbial insecticide. In: Proceedings of Joint United States-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests, Fukuoka, U. S.-Japan Comm. Sci. Coop.,pp. 37—41.

Allen H. W. (1954). Propagation of *Horogenes molestae*, an Asiatic parasite of the oriental fruit moth, on the potato tuberworm, J. Econ. Entomol., **47**, 278—281.

Allen H. W. (1958). Evidence of adaptive races among oriental fruit moth parasites, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **4**, 743—749.

Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals, Chicago, Univ. Chicago Press.

Angus T. A. (1956). Association of toxicity with protein-crystalline inclusions of *Bacillus sotto* Ishiwata, Can. J. Microbiol., **2**, 122—131.

Angus T. A., 1974. Microbiological control of insects: bacterial pathogens. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ.Mississippi, pp. 532—540.

Anonymous, 1960, rev. 1969. The boll weevil - how to control it, U. S. Dep. Agric. Farmer's Bull., **2147**.

Anonymous, 1968a. Proceedings of the Joint United States-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests, Fukuoka, U. S.-Japan Comm. Sci. Coop.

Anonymous, 1968b. Report of the Second Session of the FAO Panel of Experts on Integrated Pest Control, Rome, FAO.

Anonymous (1969). Controlling White-Fringed Beetles, U. S. Dep. Agri. Leafl., **550**.

Anonymous, 1970. Soil Fertility and Shifting Cultivation (an introduction). Third conference on soil fertility and fertilizer use in Africa, Addis Ababa, November, 1970, Rome, FAO

Anonymous (1972). The biological control of cucumber pests, Glasshouse Crops Res. Inst. Growers' Bull., **1**.

Anonymous (1973a). Finding and using natural enemies of the gypsy moth, U. S. Dep. Agr. Picture Story, **272**.

Anonymous (1973b). The use of viruses for the control of insect pests and disease vectors, FAO Agr. Studies, **91** (Also WHO Tech. Rep. Ser., 531).

Anonymous (1973c). The screw worm strikes back, Nature, **242**, 493—494.

Anonymous (1974). A biological survey of the insects of Canada, Bull. Entomol. Soc. Can. **6** (2), 16 p. suppl.

Anonymous (1975a). How to move live pests, pathogens, and disease vectors of plants, U. S. Dep. Agr. Program Aid, **1110**.

Anonymous (1975b). Biological pest control, rearing parasites and predators, Glasshouse Crops Res. Inst. Growers' Bull., **2**.

Armbrust E. J. (1974). The alfalfa weevil can be controlled, Hoard's Dairym., **119**, 615.

Arn H., *Schwarz C.*, *Limacher H.*, *Mani E.* (1974). Sex attractant inhibitors of the codling moth *Laspeyresia pomonella* L., Experientia, **30**, 1142—1144.

Arthur A. P. (1961). The cleptoparasitic habits and the immature stages of *Eurytoma pini* Bugbee (Hymenoptera; Chalcidae), a parasite of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lepidoptera; Olethreutidae), Can. Entomologist, **93**, 655—660.

Arthur A. P. (1973). Life histories and immature stages of four ichneumonid parasites of the European pine shoot moth *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) in Ontario, Can. Entomologist, **95**, 1078—1091.

Arthur A. P., (1965). Absence of preimaginal conditioning in *Itopléctis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae), Can. Entomologist, **97**, 1000—1001.

Ashley T. R., *Gonzalez D.*, *Leigh T. F.* (1973), Reduction in effectiveness of laboratory-reared *Trichogramma*, Environ. Entomol., **2**, 1069—1073.

Askew R. R., 1971. Parasitic Insects, New York, American Elsevier.

Aycock G. (1974). Tobacco insect pest management in North Carolina — a farmer's view, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., 5, 77—79.

Bagley R. W., *Bauernfeind J. C.*, 1972. Field experiences with juvenile hormone mimics. In: Insect Juvenile Hormones — Chemistry and Action, Menn J. J, Beroza M. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 113—151.

Bailey L., 1971. The safety of pest-insect pathogens for beneficial insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W., (eds.) London-New York, Academic Press, pp. 491—505.

Bailey L., 1973. Viruses and Hymenoptera. In: Viruses and Invertebrates, Gibbs A. E. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 442—454.

Baird A. B. (1940). Laboratory propagation of parasites and its place in biolo-

gical control programs, Proc. 6th Pacific Sci. Congr. (1939), 4, 417—420.
Baird A. B. (1956). Biological control. In: Entomology in Canada up to 1956, Glen R. (ed.), pp. 363—367, Can. Entomologist, 88, 290—371.
Baker P. F. (1960). Aphid behaviour on healthy and yellows-virus-infected sugar beet, Ann. Appl. Biol., 48, 384—391.
Baker W. A., Bradley W. G., Clark C. A., (1949). Biological control of the European corn borer in the United States, U. S. Dep. Agr. Tech. Bull., **983**.
Balch R. E. (1958). Control of forest insects, Ann. Rev. Entomol., 3, 449—468.
Balch R. E., Bird F. T. (1944). A disease of the European spruce sawfly, *Gilpinia hercyniae* (Htg.), and its place in natural control, Sci. Agr., **25**, 65—80.
Balch R. E., Clark R. C., Brown N. R. (1958). *Adelges picea* (Ratz.) in Canada with reference to biological control, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), 4, 807—817.
Balduf W. V. (1926). The bionomics of *Dinocampus coccinellae* Schrank, Ann. Entomol. Soc. Am., **19**, 465—498.
Balduf W. V., 1935, The Bionomics of Entomophagous Coleoptera, St. Louis-Chicago-New York-Cincinnati, John S. Swift Co.
Balduf W. V., 1939. The Bionomocs of Entomophagous Insects II, St. Louis-Chicago-New York-Cincinnati, John. S. Swift Co.
Baldwin W. F., Coppel H. C., (1947). Observations on the emergence of *Phorocera hamata* A. and W. (Tachinidae) from sawfly cocoons, Can. Entomologist, **79**, 221—223.
Baldwin W. F., Coppel H. C., (1949). The biology of *Phorocera hamata* A. and W., a tachinid parasite of sawflies, Can. Entomologist, **81**, 237—245.
Ball C. E. (1961). Atomic war against insects, Sat. Eve. Post, **234**, (36), 36; 51—52.
Ballou C. H. (1929). Effects of geranium on the Japanese beetle, J. Econ. Entomol., **22**, 289—293.
Barak A. V., Burkholder W. E. (1976). Trapping studies with dermestid sex pheromones, Environ. Entomol., 5, 111—114.
Bariola L. A., Bartlett A. C., Staten R. T., Rosander R. W., Keller J. C. (1973). Partially sterilized adult pink bollworms: Releases in cages and field cause chromosomal aberrations, Environ. Entomol., **2**, 173—176.
Barjac H. de, Bonnefoi A. (1962). Essai de classification biochimique et sérologique de 24 souches de *Bacillus* du type *B. thuringiensis*, Entomophaga, **7**, 5—31.
Barjac H. de , Dedonder R. (1965). Isolement d'un nucléotide identifiable à la «toxine thermostable» de *Bacillus thuringiensis* var. Berliner. Compt. Rend. **260**, 7050—7053.
Barnes D. K., Hanson C. H., Ratcliffe R. H., Busbice T. H., Schillinger J. A., Buss G. R., Campbell W. V., Hemken R. W., Blickenstaff C. C. (1970). The development and performance of Team alfalfa, a multiple pest resistant alfalfa with moderate resistance to alfalfa weevil, U.S. Dep. Agr. Res. Serv., **34—115**.
Bartell R. J., Lawrence L. A. (1973). Reduction in responsiveness of males of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera) to sex pheromone following previous brief pheromonal exposure, J. Insect Physiol., **19**, 845—855.
Bartlett B. R. (1951). The action of certain «inert» dust materials on parasitic Hymenoptera, J. Econ. Entomol., **44**, 891—896.
Bartlett B. R. (1956). Natural predators. Can selective insecticides help to preserve biotic control? Agr. Chem., **11** (2), 42—44: 107: 109.
Bartlett B. R., 1964. Integration of chemical and biological control. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 489—511.
Bartlett B. R. (1974). Introduction into California of cold-tolerant biotypes of the mealybug predator, *Cryptolaemus montrouzieri*, and laboratory proce-

dures for testing natural enemies for cold-hardiness, Environ, Entomol., **3**, 553—556.
Bartlett B. R., van den Bosch R., 1964. Foreign exploration for beneficial organisms. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 283—304.
Bartlett M. S., Hiorns R. W. (eds.), 1973. The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations, London-New York, Academic Press.
Bauer H. (1967). Die kinetische Organisation der Lepidopteren-Chromosomen, Chromosoma, **22**, 101—125.
Baumhover A. H. (1966). Eradication of the screw-worm fly: an agent of myiasis, J. Am. Med. Assoc., **196**, 240—248.
Baumhover A. H., Graham A. J., Bitter B. A., Hopkins D. E., New W. D., Dudley F. H., Bushland R. C. (1955). Screw-worm control through release of sterilized flies, J. Econ. Entomol., **48**, 462—466.
Beck S. D. (1960). The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübn.), and its principal host plant. VII. Larval feeding behavior and host plant resistance. Ann. Entomol. Soc. Am., **53**, 206—212.
Beck S. D. (1965). Resistance of plants to insects, Ann. Rev. Entomol., **10**, 207—232.
Beck S. D. 1974. Theoretical aspects of host plant specificity in insects. In: Proceedings of a Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 290—311.
Bedding R. A. (1967). Parasitic and free-living cycles in entomogenous nematodes of the genus *Deladenus*, Nature, **214**, 174—175.
Bedding R. A. (1968), *Deladenus wilsoni* n. sp. and *Deladenus siricidicola* n. sp (Neotylenchidae) entomophagous-mycetophagous nematodes parasitic in siricid woodwasps, Nematologica, **14**, 515—525.
Bedding R. A., Akhurst R. J. (1974). Use of the nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in Australia, J. Australian Entomol. Soc., **13**, 129—135.
Beirne B. P., 1960. Biological control — research in Canada. In: Conference on Biological Control of Insects of Medical Importance, pp. 94—97, Washington, D. C., Am. Inst. Biol. Sci. Tech. Rep.
Beirne B. P., 1967. Pest Management, London, Leonard Hill.
Beirne B. P. (1975). Biological control attempts by introductions against pest insects in the field in Canada, Can. Entomologist, **107**, 225—236.
Bell J. V., 1974. Mycoses. In: Insect Diseases, Cantwell G. E. (ed.), New York, Marcel Dekker, Vol. 1, pp. 185—236.
Benham G. S., Jr., Poinar G. O., Jr. (1973). Tabulation and evaluation of recent field experiments using the DD-136 strain of *Neoaplectana carpocapsae* Weiser; a review, Exp. Parasitol., **33**, 248—252.
Benjamin D. M., All J. N. (1973), Influence of host-origin feeding inhibitors on Neodiprion sawfly feeding behavior, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **4**, 35—40.
Beroza M. (1960). Insect attractants are taking hold, Agr. Chem., **15** (7), 37—40.
Beroza M. (ed.), 1970, Chemicals Controlling Insect Behavior, New York-London, Academic Press.
Beroza M., Hood C. S., Trefrey D., Leonard D. E., Knipling E. F., Klassen W. (1975). Field trials with disparlure in Massachusetts to suppress mating of the gypsy moth, Environ. Entomol., **5**, 705—711.
Beroza M., Hood C. S., Trefrey D., Leonard D. E., Knipling E. F., Klassen W., Stevens L. J. (1974). Large field trial with microencapsulated sex pheromone to prevent mating of the gypsy moth, J. Econ. Entomol. **67**, 659 664.
Beroza M., Knipling E. F. (1972). Gypsy moth control with the sex attractant pheromone, Science, **177**, 19—27.

Beroza M., Stevens L. J., Bierl B. A., Phillips F. M., Tardif J. G. R. (1973). Pre- and postseason field tests with disparlure, the sex pheromone of the gypsy moth, to prevent mating, Environ. Entomol., **2**, 1051—1057.
Bess H. A., Haramoto F. H. (1958). Biological control of the oriental fruit fly in Hawaii, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **4**, 835—840.
Bess H. A., Spurr S. H., Littlefield E. W. (1947). Forest site conditions and the gypsy moth, Harvard Forest Bull., **22**.
Birch M. C. (ed.), 1974. Pheromones, Amsterdam-London, North-Holland.
Birch M., Trammel K., Shorey H. H., Gaston L. K., Hardee D. D., Cameron E. A, Sanders C. J., Bedard W. D., Wood D. L., Burkholder W. E., Müller-Schwarze D., 1974. Programs utilizing pheromones in survey or control. In: Pheromones, Birch M. C. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 411—461.
Bird F. T. (1949). Tumours associated with a virus infection in an insect, Nature, **163**, 777—780.
Bird F. T. (1952). On the multiplication of an insect virus, Biochem. Biophys. Acta, **8**, 360—368.
Bird F. T. (1953). The effect of metamorphosis on the multiplication of an insect virus, Can. J. Zool., **31**, 300—303.
Bird F. T. (1961). Transmission of some insect viruses with particular reference to ovarial transmission and its importance in the development of epizootics, J. Insect Pathol., **3**, 352—380.
Bird F. T. (1971). *Neodiprion lecontei* (Fitch), red-headed pine sawfly (Hymenoptera; Diprionidae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, pp. 148—150, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**.
Bird F. T., Burk J. M. (1961). Artificially disseminated virus as a factor controlling the European spruce sawfly, *Diprion hercyniae* (Htg.), in the absence of introduced parasites, Can. Entomologist, **93**, 228—238.
Bird F. T., Elgee D. E. (1957). A virus disease and introduced parasites as factors controlling the European spruce sawfly, *Diprion hercyniae* (Htg.), in central New Brunswick, Can Entomologist, **89**, 371—378.
Bird F. T., Whalen M. M. (1954). Stages in the development of two insect viruses, Can. J. Microbiol., **1**, 170—174.
Black E. R., Davis F. M., Henderson C. A. (1971). The flicker and the southwestern corn borer in Mississippi, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 285—292.
Black S. H. (1968). Cytology of milky disease bacteria. I. Morphogenesis of *Bacillus popilliae* in vivo, J. Inert. Pathol., **12**, 148—157.
Black S. H., Arredondo M. I. (1966). Evidence for an intracytoplasmic membrane in the core of spores of *Bacillus popilliae*, Experientia, **22**, 77—78.
Blais J. R. (1968). Regional variation in the susceptibility of eastern North American forests to budworm attack based on history of outbreaks, Forestry Chron., **44**, 17—23.
Blais J. R., (1973). Control of spruce budworm; current and future strategies, Bull. Entomol. Soc. Am., **4**, 208—212.
Bodenheimer F. S. (1932). *Icerya purchasi* Mask. und *Novius cardinalis* Muls. Z. Angew. Entomol., **19**, 514—543.
Boer P. J., Gradwell G. R. (eds.), 1971. Dynamics of populations, Proc. Adv. Study Inst. Dynamics of Numbers in Populations (Oosterbeek, 1970), Wageningen, Pudoc.
Bombosch S. (1963). Untersuchungen zur Vermenhrung von *Aphis fabae* Scop. in Samenrübenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae), Z. Angew. Entomol., **52**, 105—141.
Bonnefoi A., Burgerjon A., Grison P., (1958). Titrage biologique des préparations de spores de *Bacillus thuringiensis* Berliner, Compt. Rend., **247**, 1418—1420.
Borden J. H., 1974. Aggregation pheromones in the Scolytidae. In: Pheromones,

Birch M. C. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 135—160.
Bornemissza G. F. (1970). Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae), J. Australian Entomol. Soc., **9**, 31—41.
Bosch R. van den, Frazer B. D., Davis C. S., Messenger P. S., Hom R. (1970), *Trioxys pallidus* an effective new walnut aphid parasite from Iran, Calif. Agric., **24** (11), 8—10.
Bosch R. van den, Haramoto F. H. (1953). Competition among parasites of the oriental fruit fly, Proc. Hawaiian Entomol. Soc., **15**, 201—206.
Bosch R. van den, Messenger P. S., 1973. Biological Control, New York-London, Intext Educational.
Bosch R. van den, Schlinger E. I., Hagen K. S. (1962). Initial field observations in California on *Trioxys pallidus* (Haliday) a recently introduced parasite of the walnut aphid., J. Econ. Entomol., **55**, 857—862.
Bosch R. van den, SchlingerE. I., Hall J. C., Puttler B. (1964). Studies on succession, distribution, and phenology of imported parasites of *Therioaphis trifolii* (Monell) in southern California, Ecology, **45**, 602—621.
Bosch R. van den, Stern V. M. (1962). The integration of chemical and biological control of arthropod pests, Ann. Rev. Entomol., **7**, 367—386.
Bosch R. van den, Stern V. M. (1969). The effect of harvesting practices on insect populations in alfalfa, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **1**, 47—54.
Botta P. E., 1841. Relation d'un voyage dans l'Yemen, Paris, Duprat.
Box H. E. (1956). Battle against Venezuela's cane borer. Part I. Preliminary investigations and the launching of a general campaign, Sugar (New York), **51** (5), 25—27: 30; 45.
Bracken G. K., Maw M. G., 1972. Autocidal control of mosquitoes. In: Research Branch Report for 1971, Canada Department of Agriculture, pp. 189—190. Ottawa, Information Canada.
Bracken G. K., Maw M. G. (1975). Field test of an autocidal control method with the feral mosquito *Culex restuans* (Diptera: Culicidae), Can. Entomologist, **107**, 465—470.
Brader L. (ed.), 1975a, Integrated Control in Orchards; 5th Symposium, Wageningen, OILB/SROP.
Brader L. (1975b). Integrated control, a new approach in crop protection, Compt. Rend. 5 Symp. Lutte Intégrée en Vergers, BILB/SROP (Bolzano, 1974), 9—16.
Brader L. (ed.) (1975c). Progress in biological and integrated control, IOBC West Palearctic Reg. Sect. Bull. 1975/1.
Breed R. S., Murray E. G. D., Smith N. R. (eds.), 1957. Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 7th ed., Baltimore, Williams and Wilkins.
Briand L. J., Welch H. E. (1963). Use of entomophilic nematodes for insect pest control, Phytoprotection, **44**, 37—41.
Briggs J. B. (1965). The distribution, abundance and genetic relationships of four strains of the Rubus aphid (*Amphorophora rubi* (Kalt.)) in relation to raspberry breeding, J. Hort. Sci., **40**, 109—119.
Briggs J. D., 1963. Commercial production of insect pathogens. In: Insect Pathology; an Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, Academic, Vol. II, pp. 519—548.
Brookhaven National Laboratory: Diversity and stability in ecological systems, Brookhaven Symp. Biol., **22** (1969).
Brooks W. M. (1973). Protozoa; host-parasite-pathogen interrelationships. In: Some Recent Advances in Insect Pathology, Roberts D. W., Yendol W. G. (eds.), Misc. Pub. Entomol. Soc. Am., **9**, 105—111.
Brooks W. M., 1974. Protozoan infections. In: Insect Diseases, Cantwell G. E. (ed.), New York, Marcel Dekker, Vol. 1, pp. 237—300.

Brown A. W. A. (1973). Pest control strategies ten years hence: Malaria, Bull. Entomol. Soc. Am., **19**, 193—196.
Brown W. L., Jr., Eisner T. E., Whittaker R. H. (1970). Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers, BioScience, **20**, 21—22.
Bruns H. (1955). Fortschritte im forstlichen Vogelschutz, Anz. Schädlingskunde, 28, 51—57.
Bruns H. (1957). Beiträge zur Kenntnis der wissenschaftlichen Grundlagen und zur Methodik des Vogelschutzes in der Forstwirtschaft, Waldhygiene, **2**, 4—30.
Bruns H. (1959). The economic importance of birds in forests, Bird Study, **7**, 192—208.
Bry R. E., Lang J. H. (1974). Efficacy of pyrethrins as a protectant for woolens against larvae of the black carpet beetle, *Attagenus megatoma* (F.), Pyrethrum Post, **12**, 119—121.
Buchanan R. E., Gibbons N. E. (eds.), 1974, Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 8th ed., Baltimore, Williams and Wilkins.
Bucher G. E. (1960). Potential bacterial pathogens of insects and their characteristics, J. Insect Pathol., **2**, 172—195.
Bucher G. E. (1964). The regulation and control of insects by fungi, Ann. Entomol. Soc. Quebec, **9**, 30—42.
Bucher G. E., Cheng H. H. (1970). Use of trap plants for attracting cutworm larvae, Can. Entomologist, **102**, 797—798.
Buckner C. H. (1958). Mammalian predators of the larch sawfly in Eastern Manitoba, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **4**, 353—361.
Buckner C. H. (1966). The role of vertebrate predators in the biological control of forest insects, Ann. Rev. Entomol., **11**, 449—470.
Buckner C. H. (1967). Avian and mammalian predators of forest insects, Entomophaga, **12**, 491—501.
Bull D. L., Coppedge J. R., Ridgeway R. L., Hardee D. D., Graves T. M. (1973). Formulations for controlling the release of synthetic pheromone (grandlure) of the boll weevil. 1. Analytical studies, Environ. Entomol., **2**, 829—835.
Burgerjon A. (1959). Titrage et définition d'une unité biologique pour les préparations de *Bacillus thuringiensis* Berliner, Entomophaga, **4**, 201—206.
Burgerjon A. (1965). Le titrage biologique des cristaux de *Bacillus thuringiensis* Berliner par réduction de consommation au laboratoire de la minière, Entomophaga, **10**, 21—26.
Burges H. D., 1971. Possibilities of pest resistance to microbial control agents. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 445—457.
Burges H. D., Hussey N. W., (eds.), 1971. Microbial Control of Insects and Mites, London-New York, Academic Press. [Имеется перевод: Микроорганизмы в борьбе с вредными насекомыми и клещами. Пер. с англ./Под ред. Г. Д. Барджеса, Н. У. Хасси. — М.: Колос, 1976.]
Burges H. D., Thomson E. M., 1971. Standartization and assay of microbial insecticides. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.); London-New York, Academic Press, pp. 591—622.
Burgess J. W. (1976). Social Spiders, Sci. Am., **234** (3), 100—106.
Burkholder W. E., Boush G. M. (1974). Pheromones in stored product insect trapping and pathogen dissemination, Bull. European Mediterranean Plant Prot. Organ. (EPPO), **4**, 455—461.
Burnett T. (1967). Aspects of the interaction between a chalcid parasite and its aleurodid host, Can. J. Zool. 45, 539—578.
Bushland R. C. (1960). Screw-worm research and eradication, Advan. Vet. Sci., **6**, 1—18.
Bushland R. C. (1974). Screw-worm eradication program. Science, **184**, 1010—1011.

Bushland R. C. (1975). Screw-worm research and eradication, Bull. Entomol. Soc. Am., **21**, 23—26.

Bushland R. C., Hopkins D. E. (1951). Experiments with screw-worm flies sterilized by x-rays, J. Econ. Entomol., **44**, 725—731.

Bushland R. C., Hopkins D. E. (1953). Sterilization of screw-worm flies with x-rays and gamma-rays, J. Econ. Entomol., **46**, 648—656.

Bushland R. C., Lindquist A. W., Knipling E. F. (1955). Eradication of screw-worms through release of sterilized males, Science, **122**, 287—288.

Butenandt A., Beckmann R., Stamm D., Hecker E. (1959). Über den Sexual-Lockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution, Z. Naturforsch., **14 B**, 283—284.

Butt B. (1967). Recent progress in the release of sterile codling moth, Proc. Wash. State Hort. Assoc., **63**, 17—18.

Butt B. A., Hathaway D. O., White L. D., Howell J. F. (1970). Field releases of codling moths sterilized by Tepa or by gamma irradiation, 1964—67, J. Econ. Entomol., **63**, 912—915.

Cameron E. A. (1973). Disparlure; a potential tool for gypsy moth population manipulation, Bull. Entomol. Soc. Am., **19**, 15—19.

Cameron E. A., Schwalbe C. P., Beroza M., Knipling E. F. (1974). Disruption of gypsy moth mating with microencapsulated disparlure, Science, **183**, 972—973.

Cameron J. M. (1956). Insect pathology. In: Entomology in Canada up to 1956, Glen R. (ed.), pp. 313—315, Can. Entomologist, **88**, 290—371.

Campinera J. L., Lilly J. H. (1975). *Tetrastichus asparagi*, parasitoid of the asparagus beetle; some aspects of host-parasitoid interaction, Ann. Entomol. Soc. Am., **68**, 595—596.

Campion D. G. (1967). Chemosterilization of the red bollworm (*Diparopsis castanea*) by mutagenic agents, Nature, **214**, 1031—1032.

Campion D. G. (1972). Insect chemosterilants: a review, Bull. Entomol. Res., **61**, 577—635.

Campion D. G., Outram I. (1967). Factors affecting male probing activity of the red bollworm *Diparopsis castanea* (Hmps.) in relation to sterility induced by tris (1-aziridinyl) phosphine oxide (tepa), Ann. Appl. Biol., **60**, 191—198.

Canning E. U. (1964). Observations on the life history of *Mattesia trogodermae sp. n.*, a schizogregarine parasite of the fat body of the khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts, J. Insect Pathol., **6**, 305—317.

Cantelo W. W., Baumhover A. H., Henneberry T. J., Smith J. S., Jr. (1973). Attempted suppression of the tobacco hornworm with sterile males, Environ. Entomol., **2**, 48—54.

Cantwell G. E (ed.), 1974. Insect Diseases, New York, Marcel Dekker, Vols. I and II.

Cardé R. T., Roelofs W. L., Doane C. C. (1973). Natural inhibitor of the gypsy moth sex attractant, Nature, **241**, 474—475.

Carl K. C. (1962). Graminaceous moth borers in West Pakistan, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Bull., **2**, 29—76.

Carlson R. E., Chiang H. C. (1973). Reduction of an *Ostrinia nubilalis* population by predatory insects attracted by sucrose sprays, Entomophaga, **18**, 205—211.

Carson R. L., 1962. Silent Spring, Boston, Houghton Mifflin.

Carter L. J. (1976). Pest control: NAS panel warns of possible technological breakdown, Science, **191**, 836—837.

Carter W., 1973. Insects in Relation to Plant Disease, 2nd ed., New York, Wiley and Sons.

Casagrande R. A., Stehr F. W. (1973). Evaluating the effects of harvesting alfalfa on alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae) and parasite populations in Michigan, Can. Entomologist, **105**, 1119—1128.

Casida J. E. (ed.), 1973. Pyrethrum, the Natural Insecticide, London-New York, Academic Press.
Chalfant R. B., Creighton C. S., Greene G. L., Mitchell E. R., Stanley J. M., Webb J. C. (1974). Cabbage looper; populations in BL traps baited with sex pheromone in Florida, Georgia, and South Carolina, J. Econ. Entomol., **67**, 741—745.
Chamberlin T. R. (1924). Introduction of parasites of the alfalfa weevil into the United States, U.S. Dep. Agr. Cir., **301**.
Chambers D. L. (1974). Chemical messengers as tools in the management of insect pests, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal. Contr. Habitat Managem., 5, 135—145.
Chambers D. L., Ohinata K., Fujimoto M., Kashiwai S. (1972). Treating tephritids with attractants to enhance their effectiveness in sterile-release programs, J. Econ. Entomol., **65**, 279—282.
Chambers D. L., Spencer N. R., Tanaka N., Cunningham R. T., 1970. Sterile-insect techinique for eradication or control of the melon fly and Oriental fruit fly: review of current status. In: Sterile-Male Technique for Control of Fruit Flies, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 99—102.
Chapman H. C. (1974). Biological control of mosquito larvae, Ann. Rev. Entomol., **19**, 33—59.
Chapman H. C., Glenn F. E. (1972). Incidence of the fungus *Coelomomyces punctatus* and *C. dodgei* in larval populations of the mosquito *Anopheles crucians* in two Louisiana ponds, J. Invert. Pathol., **19**, 256—261.
Chapman R. N., 1931. Animal Ecology, New York-London, McGraw-Hill.
Charpentier L. J., Mathes R., 1969. Cultural practices in relation to stalk moth borer infestations in sugar cane. In: Pests of Sugar Cane, Williams J. R., Metcalfe J. R., Mungomery R. W., Mathes R. (eds.), Amsterdam-London-New York, Elsevier, pp. 163—174.
Cheng T.-H. (1963). Insect control in mainland China, Science, **140**, 269—277.
Cheng W. Y., North D. T. (1972). Inherited sterility in the F_1 progeny of irradiated male pink bollworms, J. Econ. Entomol., **65**, 1272—1275.
Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства: Доклады к симпозиуму 17—20 ноября 1964 г./Под ред. А. И. Черепанова. — Вып. 1 — Новосибирск, 1964; вып. 2 — Новосибирск, 1965.
Чесноков П. Г (1939). Отношение разнообразия пшениц к гессенской мухе *Phytophaga destructor* Say, ДАН СССР, **23**, 3, 287—291.
Чесноков П. Г. Методы исследования устойчивости растений к вредителям. — М.—Л.; Сельхозгиз, 1953.
Чеснова Л. В. Очерки из истории прикладной энтомологии в России. — М.: Изд-во АН СССР, 1962.
Chiang H. C. (1973). Bionomics of the northern and western corn rootworms, Ann. Rev. Entomol., **18**, 47—72.
Chiang H. C., Keaster A. J., Reed G. L. (1968). Differences in ecological responses of three biotypes of *Ostrinia nubilalis* from the north central United States, Ann. Entomol. Soc. Am., **61**, 140—146.
Chitty D. (1965). Predicting qualitative changes in insect populations, Proc. 12th Intern. Congr. Entomol. (London, 1964), 384—386.
Christenson L. D. (1966). Application of sterilization techniques for controlling and eradicating insect pests. In: Pest Control by Chemical, Biological, Genetic, and Physical Means: a Symposium, U. S. Dep. Agr. Res. Rerv., **33**—110.
Cist J. (1824). Notice of the *Melolontha*, or May bug, Am. J. Sci. Arts, **8**, 269—271.
Clark L. R., Geier P. W., Hughes R. D., Morris R. F., 1967. The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice, London, Methuen.
ark R. C., Greenbank D. O., Bryant D. G., Harris J. W. E. (1971). *Adelge*

piceae (Ratz.), Balsam woolly aphid (Homoptera: Adelgidae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 113—127.

Clausen C. P. (1936). Insect parasitism and biological control, Ann. Entomol. Soc. Am., **29**, 201—223.

Clausen C. P. 1940. Entomophagous Insects, New York-London, McGraw-Hill.

Clausen C. P. (1942). The relation of taxonomy to biological control, J. Econ. Entomol., **35**, 744—748.

Clausen C. P. (1951). The time factor in biological control, J. Econ. Entomol. **44**, 1—9.

Clausen C. P., (1956). Biological control of insect pests in the continental United States, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1139**.

Colburn R., *Asquith D.* (1970). A cage used to study the finding of a host by the ladybird beetle *Stethorus punctum*, J. Econ. Entomol., **63**, 1376—1377.

Commonwealth Institute of Biological Control: Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1959—1968, CIBC Tech. Commun., 4, Farnham Royal, England, Commonwealth Agr. Bur., 1971.

Conway G. R., 1971. Better methods of pest control. In: Environment; Resources, Pollution and Society, Murdoch W. W. (ed.), Stamford, Conn., Sinauer pp. 302—325.

Cooksey K. E., 1971. The protein crystal toxin of *Bacillus thuringiensis*, Biochemistry and mode of action. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 247—274.

Coppel H. C. (1947). The collection of spruce budworm parasites in British Columbia with notes on their overwintering habits, Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario (1946), **77**, 38—40.

Coppel H. C. (1952). Effects of super-, multi- and hyperparasitism on the abundance of *Phytodietus fumiferanae* Rohw. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a primary parasite of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae), Rep. Quebec Soc. Protect. Plants, **32—33** (1950—1951), 189—193.

Coppel H. C., *Benjamin D. M.* (1965). Bionomics of the Nearctic pine-feeding diprionids, Ann. Rev. Entomol., **10**, 69—96.

Coppel H. C., *Casida J. E.*, *Dauterman W. C.* (1960). Evidence for a potent sex attractant in the introduced pine sawfly, *Diprion similis* (Hymenoptera: Diprionidae), Ann. Entomol. Soc. Am., **53**, 510—512.

Coppel H. C., *House H.* (1947). A description of cages used for the large-scale breeding of *Sturmia sp.*, a tachinid parasite of sawflies, Can. Entomologist, **79**, 74—80.

Coppel H. C., *Maw M. G.*, (1954). Studies on dipterous parasites of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Chem.) (Lepidoptera: Tortricidae). III. *Ceromasia auricaudata* Tns. (Diptera: Tachinidae), Can. J. Zool., **32**, 144—156.

Coppel H. C., *Mertins J. W.*, *Harris J. W. E.* (1974). The introduced pine sawfly, *Diprion similis* (Hartig) (Hymenoptera: Diprionidae). A review with emphasis on studies in Wisconsin, Univ. Wisc. Coll. Agr. Life Sci. Res. Bull., R**2393**.

Coppel H. C., *Sloan N. F.* (1971). Avian predation, an important adjunct in the suppression of larch casebearer and introduced pine sawfly populations in Wisconsin forests, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal. Contr. Habitat Managem., **2**, 259—272.

Coppel H. C., *Smith B. C.* (1957). Studies on dipterous parasites of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Chem.) (Lepidoptera: Tortricidae) V. *Omotoma fumiferanae* (Tot.) (Diptera: Tachinidae), Can. J. Zool., **35**, 581—592.

Coppel H. C., Smythe R. V. (1963). Occurrence of spiders on eastern white pine trees infested with the introduced pine sawfly *Diprion similis* (Htg.), Univ. Wisc. Forestry Res. Notes, **102**.

Corbet P. S. (1970). Population limitation and resource use, Bull. Entomol. Soc. Can., **2**, 68.

Corbet P. S. (1974). Habitat manipulation in the control of insects in Canada, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal. Contr. Habitat Managem., 5, 147—171.

Cory E. N., Langford G. S. (1955). The Japanese beetle retardation program in Maryland, Univ. Maryland Ext. Bull., **156**.

Council on Environmental Quality: Integrated Pest Management, Washington D. C., U.S. Gov. Printing Off., 1972.

Craig G. B., Jr., Hickey W. A., 1967. Genetics of *Aedes aegypti*. In: Genetics of Insect Vectors of Disease, Wright J. W., Pal R. (eds.), Amsterdam-London-New York, Elsevier, pp. 67—131.

Cressman A. W., Dumestre J. O. (1930). The feeding rate of Australian lady beetle, *Rodolia cardinalis*, J. Agr. Res., **41**, 197—203.

Croft B. A., Barnes M. M. (1972). Comparative studies on four strains of *Typhlodromus occidentalis*. VI. Persistence of insecticide-resistant strains in an apple orchard ecosystem, J. Econ. Entomol., **65**, 211—216.

Croft B. A., Brown A. W. A. (1975). Responses of arthropod natural enemies to insecticides, Ann. Rev. Entomol., **20**, 285—335.

Cross W. H. (1973). Biology, control, and eradication of the boll weevil, Ann. Rev. Entomol., **18**, 17—46.

Crystal M. M. (1972). Chemosterilization of male screw-worm flies by immersion: changes in susceptibility with time of treatment, permanence of sterility, and effect of treatment on survival, J. Med. Entomol., **9**, 509—510.

Crystal M. M. (1973). Chemosterilization of screw-worm flies: modification of action by temperature, Environ. Entomol., **2**, 145—147.

Curtis C. F. (1966). A possible method for the control of insect pests with special reference to tsetse flies (*Glossina* spp.), Bull. Entomol. Res., **57**, 509—523.

Curtis C. F. (1968). Possible use of translocations to fix desirable genes in insect pest populations, Nature, **218**, 368—369.

Curtis C. F., Hill W. G., 1968. Theoretical and practical studies on a possible genetic method for tsetse fly control. In: Isotopes and Radiation in Entomology, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 233—247.

Curtis C. F., Hill W. G. (1971). Theoretical studies on the use of translocations for the control of tsetse flies and other disease vectors, Theor. Popul. Biol., **2**, 71—90.

Curtis C. F., Robinson A. S. (1971). Computer simulation of the use of double translocations for pest control, Genetics, **69**, 97—113.

Curtis J., 1860. Farm Insects, Glasgow, Blackie and Son.

Cushing J. E., Jr., (1941). An experiment on olfactory conditioning in *Drosophila guttifera*, Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.), **27**, 496—499.

DaCosta C. P., Jones C. M. (1971). Cucumber beetle resistance and mite susceptibility controlled by the bitter gene in *Cucumis sativus* L., Science, **172**, 1145—1146.

Dahlsten D. L., Herman S. G. (1965). Birds as predators of destructive forest insects, Calif. Agr., **19** (9), 8—10.

Dahms R. G. (1972). Techniques in the evaluation and development of host-plant resistance, J. Environ. Qual., **1**, 254—259.

Dahms R. G., Painter R. H. (1940). Rate of reproduction of the pea aphid on different alfalfa plants, J. Econ. Entomol., 33, 482—485.

Danielsen T. L., 1968. Differential predation on *Culex pipiens* and *Anopheles albimanus* mosquito larvae by two species of fish (*Gambusia affinis* and *Cyprinodon nevadensis*) and the effects of simulated reeds on predation,

Ph. D. Thesis. Univ. California-Riverside (Dissertation Abstracts, 29, 2748-B).

Darwin C., 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, London, John Murray. [Имеется перевод: Дарвин Ч. Происхождение видов. — М.: Сельхозгиз, 1952.]

Darwin E., 1800. Phytologia; or the Philosophy of Agriculture and Gardening, London, Johnson J.

Daum R. J., *McLaughlin R. E.*, *Hardee D. P.* (1967). Development of the bait principle for boll weevil control: Cottonseed oil, a source of attractants and feeding stimulants for the boll weevil, J. Econ. Entomol., **60**, 321—325.

Davidson G., 1974. Genetic Control of Insect Pests, London-New York, Academic Press.

Davidson G., *Odetoyinbo J. A.*, *Colussa B.*, *Coz J.* (1970). A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males introduced by crossing two member species of the *Anopheles gambiae* complex, Bull. World Health Org., **42**, 55—67.

Day P. R., 1972. Crop resistance to pests and pathogens. In: Pest Control Strategies for the Future, Washington D. C., NAS, NRC, pp. 257—271.

DeBach P. (1947). Cottony-cushion scale, vedalia and DDT in central California, Calif. Citrograph., **32**, 406—407.

DeBach P. (1951). The necessity for an ecological approach to pest control on citrus in California, J. Econ. Entomol., **44**, 443—447.

DeBach P. (1958a). Application of ecological information to control of citrus pests in California, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **3**, 187—194.

DeBach P. (1958b). Selective breeding to improve adaptations of parasitic insects, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **4**, 759—768.

DeBach P., 1960. Biological control of scales and mealybugs (Coccidae). In: Handbook on Biological Control of Plant Pests, Westcott C. (ed.), Brooklyn, Brooklyn Botanic Garden, pp. 19—27.

DeBach P. (ed.), 1964a. Biological Control of Insect Pests and Weeds, New York Reinhold. [Имеется перевод: Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. Пер. с англ./Под ред. П. де Баха. — М.: Колос, 1968.]

DeBach P., 1964b. Successes, trends, and future possibilities. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 673—713.

DeBach P. (1964c). Some ecological aspects of insect eradication, Bull. Entomol. Soc. Am., **10**, 221—224.

DeBach P., 1965. Some biological and ecological phenomena associated with colonizing entomophagous insects. In: The Genetics of Colonizing Species, Baker H. G., Stebbins G. L. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 287—306.

DeBach P. (1966). The competitive displacement and coexistence principles, Ann. Rev. Entomol., **11**, 183—212.

DeBach P. (1972). The use of imported natural enemies in insect pest management ecology, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **3**, 211—233.

DeBach P., 1974. Biological Control by Natural Enemies, London-New York, Cambridge Univ.

DeBach P., *Bartlett B.* (1951). Effects of insecticides on biological control of insect pests of citrus, J. Econ. Entomol., **44**, 372—383.

DeBach P., *Bartlett B. R.*, 1964. Methods of colonization, recovery and evaluation. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.) New York, Reinhold, pp. 402—426.

DeBach P., *Fleschner C. A.*, *Dietrick E. J.* (1951). A biological check method

for evaluating the effectiveness of entomophagous insects, J. Econ. Entomol., **44**, 763—766.

DeBach P., Huffaker C. B., 1971. Experimental techniques for evaluation of the effectiveness of natural enemies. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 113—140.

DeBach P., Rosen D., Kennett C. E., 1971. Biological control of coccids by introduced natural enemies. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 165—194.

DeBach P., Smith H. S. (1941). The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites, J. Econ. Entomol., **34**, 741—745.

De Bach P., Sundby R. A. (1963). Competitive displacement between ecological homologues, Hilgardia, **34**, 105—166.

Deichmann W. B. (ed.), 1973. Pesticides and the Environment: a Continuing Controversy, New York-London, Intercontinental Medical.

Delucchi V. (1954). *Pullus impexus* (Muls.) (Coleoptera, Coccinellidae), a predator of *Adelges piceae* (Ratz.) (Hemiptera, Adelgidae), with notes on its parasites, Bull. Entomol. Res., **45**, 243—278.

Дементьев Г. П. (1959). The protection of fauna in the USSR (Transl. from Russian by Boyd J. C. III). Atlantic Nat., **14**, 11—21.

Denell R. E. (1973). Use of male sterilization mutations for insect control programmes, Nature, **242**, 274—275.

Denton R. E. (1965). Larch casebearer in western larch forests, U.S. Dep. Agr. Forest Pest Leafl., **96**.

Dethier V. G., 1947. Chemical Insect Attractants and Repellents, Philadelphia-Toronto, Blakiston.

Dethier V. G., 1963. The Physiology of Insect Senses, New York, John Wiley and Sons.

Dethier V. G., 1970. Chemical interactions between plants and insects. In: Chemical Ecology, Sondheimer E., Simeone J. B. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 83—102.

Dethier V. G., Browne L. B., Smith C. N. (1960). The designation of chemicals, in terms of the responses they elicit from insects, J. Econ. Entomol., **53**, 134—136.

Diamond P. (1973). The effect of multiple parasitoid introductions upon the equilibrium value of host density, Oecologia, **13**, 279—290.

Dickerson W. A., Hoffman J. D. (1975). A pheromone baited aquatic trap for cabbage looper moths, Proc. N. Cent. Br. Entomol. Soc. Am., **29**, 174.

Diekman J. D., 1972, Use of insect hormones in pest control, National Insect Pest Management Workshop, Purdue Univ.

Djerassi C., Shih-Coleman C., Diekman J. (1974). Insect control of the future: operational and policy aspects, Science, **186**, 596—607.

Dobzhansky T., Hunter A. S., Pavlovsky O., Spassky B., Wallace B. (1963). Genetics of natural populations. XXXI Genetics of an isolated marginal population of *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 48, 91—103.

Doutt R. L., 1964. The historical development of biological control. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 21—42.

Doutt R. L., 1967. Biological control. In: Pest Control-Biological, Physical, and Selected chemical Methods, Kilgore W. W., Doutt R. L. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 3—30.

Doutt R. L., 1972. Biological control: parasites and predators. In: Pest Control Strategies for the Future, Washington D. C., NAS, pp. 288—297.

Doutt R. L., DeBach P., 1964. Some biological control concepts and questions. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 118—142.

Doutt R. L., Nakata J. (1965). Parasites for control of grape leafhopper, Calif. Agr., **19**(4), 3.

Doutt R. L., Smith R. F., 1971. The pesticide syndrome — diagnosis and suggested prophylaxis. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 3—15.

Dove R. F., McKague A. B. (1975). Effects of insect developmental inhibitors on adult emergence of black flies (Diptera: Simuliidae). II. Can. Entomologist, **107**, 1211—1213.

Dowden P. B. (1952). The importance of coordinating applied control and natural control of forest insects, J. Econ. Entomol., **45**, 481—483.

Dowden P. B., Jaynes H. A., Carolin V. M. (1953). The role of birds in a spruce budworm outbreak in Maine, J. Econ. Entomol., **46**, 307—312.

Downes J. A. (1959). The gypsy moth and some possibilities of the control of insects by genetical means. Can. Entomologist, **91**, 661—664.

Drooz A. T. (1960). The larch sawfly, its biology and control, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1212**.

Ducoff H. S. (1972). Causes of death in irradiated adult insects, Biol. Rev. **47**, 211—240.

Dulmage H. T. (1973). Assay and standartization of microbial insecticides, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 187—199.

Dulmage H. T., Rhodes R. A., 1971. Production of pathogens in artificial media. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 507 — 540.

Dunn R. L., Strong F. E. (1973). Control of catch-basin mosquitoes using Zoecon ZR 515 formulated in a slow release polymer — a preliminary report, Mosq. News, **33**, 110—111.

Dutky S. R. (1940). Two new spore-forming bacteria causing milky diseases of Japanese beetle larvae, J. Agr. Res., **61**, 57—68.

Dutky S. R. (1942). Method for the preparation of spore-dust mixtures of type A milky disease of Japanese beetle larvae for field inoculation, U.S. Dep. Agr. Bur. Entomol. Plant. Quart., **ET-192.**

Dutky S. R. (1947). Preliminary observations on the growth requirements of *Bacillus popilliae* Dutky and *Bacillus lentimorbus* Dutky, J. Bacteriol., **54**, 267.

Dutky S. R. (1959). Insect microbiology, Advan. Appl. Microbiol., **1**, 175 — 200.

Dutky S. R., 1963. The milky diseases. In: Insect pathology: An Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, Academic Press, Vol. II, pp. 75—115.

Dutky S. R., Gooden E. L. (1952). *Coxiella popilliae*, n. sp. a rickettsia causing blue disease of Japanese beetle larvae, J. Bacteriol., **63**, 743—750.

Dutky S. R., Hough W. S. (1955). Note on a parasitic nematode from codling moth larvae, *Carpocapsa pomonella* (Lepidoptera, Olethreutidae), Proc. Entomol. Soc. Wash., **57**, 244.

Dyer E. D. A. (1975). Frontalin attractant in stands infested by the spruce beetle, *Dendroctonus rufipennis* (Coleoptera: Scolytidae), Can. Entomologist **107**, 979—988.

Dysart R. J. (1973). The use of *Trichogramma* in the USSR, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **4**, 165—173.

Edwards C. A. (ed.), 1973a. Environmental Pollution by Pesticides, London-New York, Plenum Press.

Edwards C. A., 1973b. Persistent Pesticides in the Environment, 2nd ed., Cleveland, CRC.

Edwards C. A., Heath G. W., 1964. The Principles of Agricultural Entomology, London, Chapman and Hall.

Eikenbary R. D., Rogers C. E. (1974). Importance of alternate hosts in establishment of introduced parasites, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **5**, 119—133.

Embree D. G. (1966). The role of introduced parasites in the control of winter moth in Nova Scotia, Can. Entomologist, **98**, 1159—1168.
Embree D. G. (1971). *Operophtera brumata* (L.), winter moth (Lepidoptera: Geometridae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 167—175.
Emden H. F. van (1962a). A preliminary study of insect numbers in field and hedgerow, Entomol. Monthly Mag., **98**, 255—259.
Emden H. F. van (1962b). Observations on the effect of flowers on the activity of parasitic Hymenoptera, Entomol. Monthly Mag., **98**, 265—270.
Emden H. F. van (1965a). The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects, Sci. Hort., **17**, 121—136.
Emden H. F. van (1965b). The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crop, J. Appl. Ecol., **2**, 171—196.
Emden H. F. van., 1966. The effectiveness of aphidophagous insects in reducing aphid populations. In: Ecology of Aphidophagous Insects, Hodek I. (ed.), Prague, Academia, pp. 227—235.
Engler R. A. (1974). Government regulations of microbial insecticides, Develop. Ind. Microbiol., **15**, 200—207.
Eschle J. L., *Kunz S. E.*, *Schmidt C. D.*, *Hogan B. F.*, *Drummond R O.* (1973). Suppression of a population of horn flies with the sterile-male technique, Environ. Entomol., **2**, 976—980.
Esenther G. R., *Beal R. H.* (1974). Attractant-mirex bait suppresses activity of *Reticulitermes* spp., J. Econ. Entomol., **67**, 85—88.
Essig E. O., 1931. A History of Entomology, New York, MacMillan.
Evalakhova A. A., *Chvetzova O. I.* (1964). Méthodes de sélection des forms pathogènes de microorganismes, Entomophaga Mém. Hors-Sér., **2**, 521 — 529.
Evans J. W., 1952. The Injurious Insects of the British Commonwealth, London, Commonwealth Inst. Entomol.
Falcon L. A., 1971. Use of bacteria for microbial control. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 67—95.
Farkuš J., *Šebesta K.*, *Horská K.*, *Samek Z.*, *Dolejš L.*, *Šorm F.* (1969). The structure of exotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *gelechiae*: Preliminary communication, Collection Czech. Chem. Commun., **34**, 1118—1120.
Faust R. M., 1974. Bacterial diseases. In: Insect Diseases, Cantwell G. E. (ed.), New York, Marcel Dekker, Vol. I, pp. 87—183.
Faust R. M., *Adams J. R.*, *Heimpel A. M.* (1967). Dissolution of the toxic parasporal crystals from *Bacillus thuringiensis* var. *pacificus* by the gut secretions of the silkworm, *Bombyx mori*, J. Invert. Pathol., **9**, 488—499.
Faust R. M., *Estes Z. E.* (1966). Silicon content of the parasporal crystal of several crystalliferous bacteria, J. Invert. Pathol., 8, 141—144.
Ferguson D. E. (1969). The compatible existence of non-target species to pesticides, Bull. Entomol. Soc. Am., **15**, 363—366.
Ferron P. (1975). Les champignons entomopathogenes: evolution des recherches au cours des dix dernieres annees, IOBC West Palearctic Reg. Sect. Bull., 1975/3.
Finnegan R. J. (1974). Ants as predators of forest pests, Entomophaga Mém. Hors-Sér., **7**, 53—59.
Finnegan R. J. (1975). Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to eastern Canada, Can. Entomologist, **107**, 1271—1274.
Finney G. L., *Fisher T. W.*, 1964. Culture of entomophagous insects and their hosts. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 328—355.

Fisher T. W. (1963). Mass culture of *Cryptolaemus* and *Leptomastix*-natural enemies of citrus mealy bug, Calif. Agr. Sta. Bull., **797.**

Fisher T. W. (1964). Quarantine handling of entomophagous insects. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 305—327.

Fisher T. W., Finney G. L., 1964. Insectary facitilies and equipment. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 381—401.

Fitch A. (1861). Sixth report on the noxious and other insects of the state of New York. Insects infesting grain crops, Trans. N.Y. State Agr. Soc., **20**, 745—868.

Fitz-Earle M., Holm D. G., Suzuki D. T. (1973). Genetic control of insect populations: I. Cage studies of chromosome replacement by compound autosomes in *Drosophila melanogaster*, Genetics, **74**, 461—475.

Fitzgerald T. D., St. Clair A. D., Daterman G. E., Smith R. G. (1973). Slow release plastic formulation of the cabbage looper pheromone *cis*-7-dodecenyl acetate: release rate and biological activity, Environ. Entomol., **2**, 607 — 610.

Flanders S. E. (1930). Mass production of egg parasites of the genus *Trichogramma*, Hilgardia, **4**, 465—501.

Flanders S. E., (1935). Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*, Pan-Pacific Entomologist, **11**, 175—177.

Flanders S. E. (1937). Ovipositional instincts and developmental sex differences in the genus *Coccophagus*, Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Entomol., **6**, 401—422.

Flanders S. E. (1942). Oösorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera, Ann. Entomol. Soc. Am., **35**, 251—266.

Flanders S. E. (1959a). The employment of exotic entomophagous insects in pest control, J. Econ. Entomol., **52**, 71—75.

Flanders S. E. (1959b). Differential host relations of the sexes in parasitic Hymenoptera, Entomol. Exp. Appl., **2**, 125—142.

Flanders S. E. (1971). Single factor mortality, the essence of biological control, and its validation, in the field, Can. Entomologist, **103**, 1351—1362.

Fleming W. E., 1957. Soil management and insect control. In: Soil. The Yearbook of Agriculture 1957, Stefferud A. (ed.), Washington D. C., U. S. Gov. Printing Off., pp. 326—332.

Fleming W. E. (1961). Milky disease for control of Japanese beetle grubs, U.S. Dep. Agr. Leafl., **500.**

Fleming W. E. (1968). Biological control of the Japanese beetle, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1383.**

Fleming W. E. (1972). Biology of the Japanese beetle, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1449.**

Flor H. H. (1956) The complementary genic systems in flax and flax rust, Advan. Genet., 8, 29—54.

Floyd E. H., Mason L., Phillips S. (1971). Survival of overwintering southwestern corn borers in corn stalks in Louisiana, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 293—303.

Forbes S. A. (1895). Experiments with the muscardine disease of the chinchbug, and with the trap and barrier method for the destruction of that insect, Illinois Agr. Exp. Sta. Bull., 38(3), 25—86.

Force D. C. (1967). Genetics in the colonization of natural enemies for biological control, Ann. Entomol. Soc. Am., **60**, 722—729.

Ford J., 1968. The control of populations through limitation of habitat distribution as exemplified by tsetse flies In: Insect Abundance, Southwood T.R.E. (ed.), Symp. Roy. Entomol. Soc., London 4, Oxford-Edinburgh, Blackwell Sci. Publ., pp., 109—118.

Foster J. E., Gallun R. L. (1972). Populations of the eastern races of the Hessian

fly controlled by release of the dominant avirulent Great Plains race, Ann. Entomol. Soc. Am., **65**, 750—754.

Fraenkel G. (1969). Evaluation of our thoughts on secondary plant substances, Entomol. Exp. Appl., **12**, 473—486.

Franz J. (1954). Problems angewandter Vogelkunde, J. Ornithol., **95**, 111—123.

Franz J. (1958). Studies on *Laricobius erichsonii* Rosenh. (Coleoptera: Derodontidae) a predator on chermesids, Entomophaga, **3**, 109—196.

Franz J. M., 1961a. Biologische Schädlingsbekämpfung. In: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Richter H. (ed.), Berlin-Hamburg, Paul Parey, Vol. VI, pp. 1—302.

Franz J. M. (1961b). Biological control of pest insects in Europe, Ann. Rev. Entomol., **6**, 183—200.

Franz J. M. (1962). Definitions in biological control., Proc. 11th Intern. Congr. Entomol. (Vienna, 1960), **2**, 670—674.

Franz J. M., 1964a. Microorganisms in the biological control of insects. In: Global Impacts of Applied Microbiology, Starr M. P. (ed.), New York-London-Sydney, John Wiley and Sons, pp. 256—266.

Franz J. M. (1964b). Forest insect control by biological means. FAO/IUFRO Symposium on internationally dangerous forest diseases and insects, (Oxford, mimeograph), **2**(9), 1—24.

Franz J. M. (1966). Integrated control of forest pests, Proc. FAO Symp. Integrated Pest Contr. (1956), **3**, 65—76.

Franz J. M. (1970). Biological and integrated control of pest organisms in forestry Unasylva, **24**(4), 37—46.

Franz J. M. (1971). Biological and integrated control of pest organisms in forestry, Unasylva, **25**(1), 45—56.

Franz J. M., *Krieg A.*, 1972. Biologische Schädlingsbekämpfung, Berlin-Hamburg, Paul Parey.

Fröhlich G., *Rodewald W.*, 1970. Pests and Diseases of Tropical Crops and their Control (transl. from German by Liebscher H., Koeler F.), Oxford, Pergamon Press.

Furman D. P., *Young R. D.*, *Catts E. P.* (1959). *Hermetia illucens* (Linnaeus) as a factor in the natural control of *Musca domestica* Linnaeus, J. Econ. Entomol., **52**, 917—921.

Galbraith M. N., *Horn D. H. S.* (1966). An insect-moulting hormone from a plant, Chem. Commun., **1966**, 905—906.

Gallun R. L., 1974. Genetic interrelationships between host and organism and influence on resistance. In: Proceedings of a Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 395—402.

Gallun R. L., *Reitz L. P.* (1971). Wheat cultivars resistant to races of Hessian fly, U.S. Dep. Agr. Prod. Res. Rep., **134**.

Gallun R. L., *Starks K. J.*, *Guthrie W. D.* (1975). Plant resistance to insects attacking cereals, Ann. Rev. Entomol., **20**, 337—357.

Гаузе Г. Ф., 1934. The Struggle for Existence, Baltimore, Williams and Wilkins.

Гаузе Г. Ф. (1935). Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals, J. Exp. Biol., **12**, 44—48.

Genieys P. (1925). *Habrobracon brevicornis* Wesm., Ann. Entomol. Soc. Am., **18**, 143—202.

Gentry C. R., *Thomas W. W.*, *Stanley J. M.* (1969). Integrated control as an improved means of reducing populations of tobacco pests, J. Econ. Entomol., **62**, 1274—1277.

George J. L., *Mitchell R. T.* (1948). Calculations on the extent of spruce budworm control by insectivorous birds, J. Forestry, **46**, 454—455.

Gerling D. (1966). Biological studies on *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae), Ann. Entomol. Soc. Am., **59**, 142—143.

Gibb J. A. (1960). Populations of tits and gold crests and their food supply in pine plantations, Ibis, **102**, 163—208.
Gibbs A. J. (ed.), 1973. Viruses and Invertebrates, Amsterdam-London, North-Holland.
Gibson K. E., Fallini J. T. (1963). Beet leafhopper control in southern Idaho by seeding breeding areas to range grass, U.S. Dep. Agr. Res. Serv., **33**—83.
Giese R. L., Peart R. M., Huber R. T. (1975). Pest management, Science, **187**, 1045—1052.
Gilbert B. L., Baker J. E., Norris D. M. (1967). Juglone (5-hydroxy-1, 4-naphthoquinone) from *Carya ovata*, a deterrent to feeding by *Scolytus multistriatus*, J. Insect Physiol., **13**, 1453—1459.
Gilbert B. L., Norris D. M. (1968). A chemical basis for bark beetle (*Scolytus*) distinction between host and non-host trees, J. Insect Physiol., **14**, 1063—1068.
Gillenwater H. B., Burden G. S., 1973. Pyrethrum for control of household and stored-product insects. In: Pyrethrum — the Natural Insecticide, Casida J. E. (ed.), New York-London, Academic Press, pp. 243—259.
Gillies M. T., Smith A. (1960). The effect of a residual house-spraying campaign in East Africa on species balance in the *Anopheles funestus* group. The replacement of *A. funestus* Giles by *A. rivulorum* Leeson, Bull. Entomol. Res. **51**, 243—252.
Gingrich R. E., 1972. Nutritional studies: their bearing on the development of practical oligidic diets for mass rearing larvae of the screwworm, *Cochliomyia hominivorax*. In: Insect and Mite Nutrition, Rodriguez J. G. (ed.), Amsterdam-London: North-Holland, pp. 257—268.
Glaser R. W., McCoy E. E., Girth H. B. (1940). The biology and economic importance of a nematode parasitic in insects, J. Parasitol., **26**, 479—495.
Glass E. H. (ed.) (1975). Integrated pest management: rationale, potential, needs and implementation, Entomol. Soc. Am. Spec. Pub., **75—2**.
Glen R. (1954). Factors that affect insect abundance, J. Econ. Entomol., **47**, 398—405.
Gordon R., Webster J. M. (1974). Biological control of insects by nematodes, Helminthol. Abstr., **A43**, 327—349.
Götz B. (1939). Untersuchungen über die Wirking des Sexualduftstoffes bei den Traubenwicklern *Clysia ambiguella* und *Polychrosis botrana*, Z. Angew. Entomol., **26**, 143—164.
Götz B. (1951). Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren, Experientia, **7**, 406—418.
Goyer R. A., Benjamin D. M. (1972). Influence of soil fertility on infestation of jack pine plantations by the pine root weevil, Forest Sci., **18**, 139—147.
Graham A. J., Dudley F. H. (1959). Culture methods for mass rearing of screwworm larvae, J. Econ. Entomol., **52**, 1006—1008.
Graham A. R. (1944). The establishment of some imported parasites of the larch casebearer, *Haploptilia laricella* Hbn., in Ontario, Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario (1943), **74**, 48—52.
Graham A. R. (1958a). Effectiveness of two introduced parasites of the larch casebearer, *Coleophora laricella* (Hbn.) (Lepidoptera: Coleophoridae), in Ontario, Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario (1957), **88**, 37—41.
Graham A. R. (1958b). Recoveries of introduced species of parasites of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae), in Nova Scotia, Can. Entomologist, **90**, 595—596.
Graham F., 1970. Since Silent Spring, Boston, Houghton-Mifflin.
Graham S. A. (1928). The influence of small mammals and other factors upon the larch sawfly survival, J. Econ. Entomol., **21**, 301—311.
Graham S. A., 1939. Principles of Forest Entomology, 2nd ed., New York-London, McGraw-Hill.
Graham S. A., Knight F. B., 1965. Principles of Forest Entomology, 4th ed., New York, McGraw-Hill.

Granados R. R. (1973). Insect poxviruses: pathology, morphology, and development. In: Some Recent Advances in Insect Pathology, Roberts D. W., Yendol W. G. (eds.), Misc. Publ. Entomol. Soc. Am., **9**, 73—94.

Granett J., Dunbar D. M. (1975). TH 6040: Laboratory and field trials for control of gypsy moths, J. Econ. Entomol., **68**, 99—102.

Grant G. G., Carmichael A. G., Smith C. N., Brown A. W. A. (1970). Autochemosterilization of the southern house mosquito by means of a modified light trap, J. Econ. Entomol., **63**, 648—650.

Greathead D. J. (1971). A review of biological control in the Ethiopian Region, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **5**.

Grensted L. W. (1946). An assemblage of Diptera on golden-rod, Entomol. Monthly Mag., **82**, 35.

Griffiths K. J., Holling C. S. (1969). A competition submodel for parasites and predators, Can. Entomologist, **101**, 785—818.

Griffiths K. J., Rose A. H., Bird F. T. (1971). *Neodiprion sertifer* (Geoff.), European pine sawfly (Hymenoptera: Diprionidae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 150—162.

Grison P., 1971. Coordination of international effort and industrialization. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 679—685.

Gubler D. J. (1970). Competitive displacement of *Aedes* (*Stegomyia*) *polynesiensis* Marks by *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* Skuse in laboratory populations, J. Med. Entomol., **7**, 229—235.

Gubler D. J. (1971). Studies on the comparative oviposition behavior of *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* and *Aedes* (*Stegomyia*) *polynesiensis* Marks, J. Med. Entomol., 8, 675—682.

Guerra A. A. (1972). Induction of sexual sterility in bollworms and tobacco budworms by heat treatment of pupae, J. Econ. Entomol., **65**, 368—370.

Guerra A. A. (1975). Sexual sterilization of tobacco budworms with combinations of oral chemosterilants and gamma irradiation, J. Econ. Entomol., **68**, 1—3.

Gupta B. D., Kulshreshtha D. P. (1957). Control of Johnson grass (*Sorghum halepense*) an alternate host of sugarcane stalk borer, *Chilotraea auricilia* Dudg., Newsl. Indian Inst. Sugar Res., Lucknow, **3**, 1—2.

Guthrie W. D., Huggans J. L., Chatterji S. M. (1970). Sheath and collar feeding resistance to the second-brood European corn borer in six inbred lines of dent corn, Iowa St. J. Sci., **44**, 297—311.

Hadley C. H. (1948). Milky disease for control of Japanese beetle grubs, U.S. Dep. Agr. Bur. Entomol. Plant Quar., EC-4.

Hagen H. (1879). Obnoxious pests — suggestions relative to their destruction, Can. Entomologist, **11**, 110—114.

Hagen K. S. (1962). Biology and ecology of predaceous Coccinellidae, Ann. Rev. Entomol., **7**, 289—326.

Hagen K. S., van den Bosch R., Dahlsten D. L., 1971. The importance of naturally-occuring biological control in the western United States. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 253—293.

Hagen K. S., Franz J. M., 1973. A history of biological control. In: History of Entomology, Smith R. F., Mittler T. E., Smith C. N. (eds.), Palo Alto, Calif., Annual Reviews, pp. 433—476.

Hagen K. S., Sawall E. F., Jr., Tassan R. L. (1971). The use of food sprays to increase effectiveness of entomophagous insects, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 59—81.

Hall I. M., 1964. Use of micro—organisms in biological control. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 610—628.

Hall I. M., Arkawa K. Y. (1959). The susceptibility of the housefly *Musca domestica* L. to *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* Berliner, J. Insect Pathol., **1**, 351—355.

Hall I. M., Dunn P. H. (1957). Fungi on spotted alfalfa aphid, Calif. Agr., **11**(2), 5; 14.

Hall R. P., 1953. Protozoology, New York, Prentice-Hall.

Hambleton E. J. (1944). *Heliothis virescens* as a pest of cotton, with notes on host plants in Peru, J. Econ. Entomol., **37**, 660—666.

Hamilton W. J., Jr., Cook D. B. (1940). Small mammals and the forest, J. Forestry, 38, 468—477.

Handschin E. (1932). A preliminary report on investigations on the buffalo fly (*Lyperosia exiqua* de Meij.) and its parasites in Java and northern Australia, Australian Counc. Sci. Ind. Res. Pamph., **31**.

Haniotakis G. E., Galachtiou C. G. (1973). Metepa sterilization of the olive fruit fly, J. Econ. Entomol., **66**, 55—61.

Hannay C. L. (1953). Crystalline inclusions in aerobic spore-forming bacteria, Nature, **172**, 1004.

Hanover J. W. (1975). Physiology of tree resistance to insects, Ann. Rev. Entomol., **20**, 75—95.

Hanson C. H. (1961). Moapa alfalfa pays off, Crops and Soils, **13** (7), 11—12.

Harcourt D. G. (1969). The development and use of life tables in the study of natural insect populations, Ann. Rev. Entomol., **14**, 175—196.

Hardee D. D. (1970). Pheromone production by male boll weevils as affected by food and host factors, Contrib. Boyce Thompson Inst., **24**, 315—321.

Hardee D. D., Lindig O. H., Davich T. B. (1971). Suppression of populations of boll weevils over a large area in west Texas with pheromone traps in 1969, J. Econ. Entomol., **64**, 928—933.

Hardee D. D., Moody R., Lowe J., Pitts A. (1975). Grandlure, in-field traps, and insecticides in population management of the boll weevil, J. Econ. Entomol., **68**, 502—504.

Hargreaves E. (1924). Entomological notes from Taranto (Italy) with references to Faenza, during 1917 and 1918, Bull. Entomol. Res., **14**, 213—219.

Harper J. D., 1974. Forest Insect Control with *Bacillus thuringiensis*: Survey of Current Knowledge, Auburn, Auburn Univ.

Harrap K. A. (1970). Cell infection by a nuclear polyhedrosis virus, Virology, **42**, 311—318.

Harrington C. D. (1945). Biological races of the pea aphid, J. Econ. Entomol., 38, 12—22.

Harris P. (1971). Current approaches to biological control of weeds. In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 67—76.

Harris R. L., Frazer E. D., Younger R. L. (1973). Horn flies, stable flies, and house flies: development in feces of bovines treated orally with juvenile hormone analogues, J. Econ. Entomol., **66**, 1099—1102.

Hartley E. A. (1923). Parasitism of the European pine sawfly, *Diprion* (*Lophyri*) *simile* Hartig, Hymenoptera, Tenthredinidae, in Pennsylvania, J. Econ. Entomol., **16**, 386—388.

Hartman R. C. (1971). Biological fly control spreads, Poultry Dig., **30**, 224—227.

Harvey T. L., Hackerott H. L. (1974). Effects of greenbugs on resistant and susceptible sorghum seedlings in the field, J. Econ. Entomol., **67**, 377—380.

Hase A. (1930). Zur Frage der Bettwanzenbekämpfung durch sogenannte biologische Verfahren, Naturwissenschaften, **18**, 23.

Hatchett J. H., Gallun R. L. (1970). Genetics of the ability of the Hessian fly, *Mayetiola destructor* Say, to survive on wheats having different genes for resistance, Ann. Entomol. Soc. Am., **63**, 1400—1407.

Hawley I. M., 1952. Milky diseases of beetles. In: Insects. The Yearbook of Agriculture 1952, Stefferud A. (ed.), Washington D. C., U.S. Gov. Printing Off., pp. 394—400.
Hawley I. M., *Metzger F. W.* (1940). Feeding habits of the adult Japanese beetle, U.S. Dep. Agr. Circ., **547**.
Hawley I. M., *White G. F.* (1935). Preliminary studies on the diseases of larvae of the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newm.), J. N. Y. Entomol. Soc., **43**, 405—412.
Headley J. C., 1972. Defining the economic threshold. In: Pest Control Strategies for the Future, Washington D. C., NAS, pp. 100—108.
Heath J., *Perring F.* (1975). Biological recording in Europe, Endeavour, **34**, 103—108.
Hedin P. A., *Thompson A. C.*, *Gueldner R. C.* (1973). The boll weevil-cotton plant complex, Toxicol. Environ. Chem. Rev., **1**, 291—351.
Heimpel A. M. (1955). Investigations of the mode of action of strains of *Bacillus cereus* Fr. and Fr. pathogenic for the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.), Can. J. Zool., **33**, 311—326.
Heimpel A. M. (1965). Microbial control of insects, World Rev. Pest Contr., **4**, 150—161.
Heimpel A. M. (1967a). A taxonomic key proposed for the species of the «crystalliferous bacteria», J. Invert. Pathol., **9**, 364—375.
Heimpel A. M. (1967b). A critical review of *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* Berliner and other crystalliferous bacteria, Ann. Rev. Entomol. **12**, 287—322.
Heimpel A. M., 1971. Safety of insect pathogens for man and vertebrates. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 469—489.
Heimpel A. M., 1972. Insect control by microbial agents. In: Pest Control Strategies for the Future, Washington, D. C., NAS, pp. 298—316.
Heimpel A. M., *Angus T. A.* (1958). The taxonomy of insect pathogens related to *Bacillus cereus* Frankland and Frankland, Can. J. Microbiol., **4**, 531—541.
Heimpel A. M., *Angus T. A.* (1959). The site of action of crystalliferous bacteria in Lepidoptera larvae, J. Insect Pathol., **1**, 152—170.
Heimpel A. M., *Angus T. A.*, 1963. Diseases caused by certain spore-forming bacteria. In: Insect Pathology: An Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York, Academic Press, Vol. II, pp. 21—73.
Helgesen R. G., *Tauber M. J.* (1974). Biological control of greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Aleyrodidae: Homoptera), on short-term crops by manipulating biotic and abiotic factors, Can. Entomologist, **106**, 1175—1188.
Henry J. E. (1971). Experimental application of *Nosema locustae* for control of grasshoppers, J. Invert. Pathol., **18**, 389—394.
Henry J. E., *Oma E. A.* (1974). Effect of prolonged storage of spores on field applications of *Nosema locustae* (Microsporida: Nosematidae) against grasshoppers, J. Invert. Pathol., **23**, 371—377.
Herrick E. C. (1840). A brief preliminary account of the Hessian fly, and its parasites, Am. J. Sci., **41**, 153—158.
Herting B., 1972. A Catalogue of the Parasites and Predators of Terrestrial Arthropods, Sections A, B, and C, Farnham Royal, Commonwealth Inst. Biol. Contr.
Hickey W. A., *Craig G. B.*, *Jr.* (1966). Distortion of sex ratio in populations of *Aedes aegypti*, Can. J. Genet. Cytol., **8**, 260—278.
Hienton T. E. (1974). Summary of investigations of electric insect traps, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1498**.
Hilsenhoff W., *Lovett O. L.* (1966). Infection of *Chironomus plumosus* (Diptera: Chironomidae) by a microsporidian (*Thelohania* sp.) in Lake Winnebago, Wisconsin, J. Invert. Pathol., **8**, 512—519.

Hodek I., 1973. Biology of Coccinellidae, Prague, Academia (Czech. Acad. Sci.)
Hoffman J. D., Ignoffo C. M., Dickerson W. A. (1975). In vitro rearing of the endoparasitic wasp, *Trichogramma pretiosum*, Ann. Entomol. Soc. Am., **68** 335—336.
Hogan T. W. (1966). Physiological differences between races of *Teleogryllus commodus* (Walker) (Orthoptera: Gryllidae) related to a proposed genetic approach to control, Australian J. Zool., **14**, 245—251.
Hogan T. W., 1974. A genetic approach to the population suppression of the common field cricket *Teleogryllus commodus*. In: The Use of Genetics in Insect Control, Pal R., Whitten M. J. (eds.), New York, American Elsevier, pp. 57—70.
Holdren J. P., Ehrlich P. R. (1974). Human population and the global environment, Am. Scientist, **62**, 282—292.
Holling C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism, Can. Entomologist, **91**, 385—398.
Holling C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density, Mem. Entomol. Soc. Can., **48**.
Hollowell E. A., Monteith J., Jr., Flint W. P. (1927). Leafhopper injury to clover, Phytopathology, **17**, 399—404.
Honigberg B. M., Balamuth W., Bovee E. C., Corliss J. O., Gojdics M., Hall R. P., Kudo R. R., Levine N. D., Loeblich A. R., Jr., Weiser J., Wenrich D. H. (1964). A revised classification of the Phylum Protozoa, J. Protozool., **11**, 7—20.

Hora J., Lâbler L., Kasal A., Černý V., Šorm F., Sláma K. (1966). Molting deficiencies produced by some sterol derivatives in an insect (*Pyrrhocoris apterus* L.), Steroids, 8, 887—914.
Horber E., 1963. Eradication of white grub (*Melolontha vulgaris* F.) by the sterile-male technique. In: Radiation and Radioisotopes Applied to Insects of Agricultural Importance, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 313—332.
Horber E. (1965). Isolation of components from the roots of alfalfa (*Medicago sativa* L.) toxic to white grubs (*Melolontha vulgaris* F.), Proc. 12th Intern. Congr. Entomol. (London, 1964), 540—541.
Horber E., 1968. New site for the eradication of a white grub population (*Melolontha vulgaris* Fabr. and *Melolontha hippocastani* Fabr.) by release of irradiated adults. In: Isotopes and Radiation in Entomology, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 259—271.
Horber E., 1972. Alfalfa saponins significant in resistance to insects. In: Insect and Mite Nutrition, Rodriguez J. G. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 611—628.
Horber E., 1974. Techniques, accomplishments and potential of insect resistance in forage legumes. In: Proc. Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 312—343.
House H. L. (1958). The nutrition of insects with particular reference to entomophagous parasites, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), **2**, 139—143.
House H. L. (1967). Artificial diets for insects: a compilation of references with abstracts, Can. Dep. Agr. Res. Inst., Inform. Bull., 5.
House H. L., Singh P., Batsch W. W. (1971). Artificial diets for insects: a compilation of references with abstracts, Can. Dep. Agr. Res. Inst., Inform. Bull., **7**.
House H. L., Traer M. G. (1949). An artificial food for rearing *Pseudosarcophaga affinis* (Fall.) a parasite of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.), Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario (1948), **79**, 50—53.
House H. L., Welch H. E., Cleugh T. R. (1965). Food medium of prepared dog

biscuit for the mass production of the nematode DD-136 (Nematoda: Steinernematidae), Nature, **206**, 847.

Hovanitz W. (1969). Inherited and/or conditioned changes in hostplant preference in *Pieris*, Entomol. Exp. Appl., **12**, 729—735.

Howard L. O. (1898). Danger of importing insect pests, Yearbook U. S. Dep. Agr., **1897**, 529—552.

Howard L. O. (1917). The practical use of the insect enemies of injurious insects, Yearbook U. S. Dep. Agr., **1916**, 273—288.

Howard L. O. (1930). A history of applied entomology, Smithsonian Misc. Collect. (Pub. 3065), 84, 1—564.

Howard L. O., 1933. Fighting the Insects: the Story of an Entomologist, New York, MacMillan.

Howard L. O., *Fiske W. F.* (1911). The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth, U.S. Dep. Agr. Bur. Entomol., Bull., **91**.

Hoy J. R., *Reed D. E.* (1971). The efficacy of mosquitofish for the control of *Culex tarsalis* in California rice fields, Mosq. News, **31**, 567—572.

Hoy M. A. (1975). Hybridization of strains of the gypsy moth parasitoid, *Apanteles melanoscelus*, and its influence upon diapause, Ann. Entomol. Soc. Am., **68**, 261—264.

Hsiao T. H. (1969). Chemical basis of host selection and plant resistance in oligophagous insects, Entomol. Exp. Appl., **12**, 777—788.

Huber L. L., *Neiswander C. R.*, *Salter R. M.* (1928). The European corn borer and its environment, Ohio Agric. Exp. Sta. Bull., **429**.

Huffaker C. B. (1957). Fundamentals of biological control of weeds, Hilgardia, **27**, 101—157.

Huffaker C. B., 1970. Summary of a pest management conference — a critique. In: Concepts of Pest Management, Rabb R. L., Guthrie F. E. (eds.), Raleigh: North Carolina St. Univ., pp. 227—242.

Huffaker C. B., 1971a. The ecology of pesticide interference with insect populations. In: Agricultural Chemicals — Harmony or Discord for Food, People and the Environment, Swift J. E. (ed.), Berkeley, Univ. Calif., pp.92—104.

Huffaker C. B. (ed.), 1971b, Biological Control, New York-London, Plenum Press.

Huffaker C. B., (1974). Some ecological roots of pest control, Entomophaga, **19**, 371—389.

Huffaker C. B., *Kennett C. E.* (1966). Studies of two parasites of olive scale, *Parlatoria oleae* (Colvée). IV. Biological control of *Parlatoria oleae* (Colvée) through the compensatory action of two introduced parasites, Hilgardia, **37**, 283—335.

Huffaker C. B., *Messenger P. S.*, 1964a. Population ecology — historical development. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 45—73.

Huffaker C. B., *Messenger P. S.*, 1964b. The concept and significance of natural control. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 74—117.

Huffaker C. B., *Messenger P. S.*, *DeBach P.*, 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 16—67.

Huffaker C. B., *van de Vrie M.*, *McMurtry J. A.* (1969). The ecology of tetranychid mites and their natural control, Ann. Rev. Entomol., **14**, 125—174.

Hughes R. D. (1963). Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.), J. Animal Ecol., **32**, 393—424.

Hukuhara T., 1968. Genetic variation of polyhedrosis viruses of insects. In: Proceedings of the Joint United States-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests, Fukuoka, U.S.-Japan Comm. Sci. Coop., pp. 7—11.

Hunt E. G., 1971. Wildlife and environmental contamination from pesticide

chemicals. In: Agricultural Chemicals — Harmony or Discord for Food, People and the Environment, Swift J. E. (ed.), Berkeley, Univ. Calif., pp. 64—68.

Hurlbert S. H., Zedler J., Fairbanks D. (1972). Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation, Science, **175**, 639—641.

Hurpin B., Robert P. H. (1972). Comparison of the activity of certain pathogens of the cockchafer *Melolontha melolontha* in plots of natural meadowland, J. Invert. Pathol., **19**, 291—298.

Husain M. A., Lal K. B. (1940). The bionomics of *Empoasca devastans* Distant on some varieties of cotton in the Punjab, Indian J. Entomol., **2**, 123 — 136.

Hussey N. W., Bravenboer L., 1971. Control of pests in glasshouse culture by the introduction of nàtural enemies. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), New York-London, Plenum Press, pp. 195—216.

Hussey N. W., Read W. H., Hesling J. J., 1969. The Pests of Protected Cultivation, New Vork, American Elsevier.

Ignoffo C. M. (1966). Susceptibility of the first instar of the bollworm, *Heliothis zea*, and the tobacco budworm, *Heliothis virescens*, to *Heliothis* nuclear polyhedrosis virus, J. Invert. Pathol., 8, 531—536.

Ignoffo C. M. (1973). Development of a viral insecticide: concept to commercialization, Exp. Parasitol., **33**, 380—406.

Ignoffo C. M., 1974. Microbial control of insects: viral pathogens. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 541—557.

Ignoffo C. M., Bradley J. R., Jr., Gilliland F. R., Jr., Harris F. A., Falcon L. A., Larson L. V., McGarr R. L., Skiorowski P. P., Watson T. F., Yearian W. C. (1972). Field studies on stability of the *Heliothis* nucleopolyhedrosis virus at various sites throughout the cotton belt, Environ. Entomol., **1**, 388—390.

Ignoffo C. M., Hink W. F., 1971. Propagation of arthroped pathogens in living systems. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 541—580.

Ingram J. W., Bynum E. K., Mathes R., Haley W. E., Charpentier L. J. (1951). Pests of sugar cane and their control., U.S. Dep. Agr. Circ., **878**.

International Atomic Energy Agency, 1969. Sterile-Male Technique for Eradication or Control of Harmful Insects, Vienna, IAEA.

International Atomic Energy Agency, 1970. Sterile-Male Technique for Control of Fruit Flies, Vienna: IAEA.

International Atomic Energy Agency, 1971. Application of Induced Sterility for Control of Lepidopterous Populations, Vienna, IAEA.

International Atomic Energy Agency, 1975. Sterility Principle for Insect Control 1974, Vienna, IAEA.

Irvine D. E. G., Knights B. (eds.), 1974. Pollution and the Use of Chemicals in Agriculture, Ann Arbor, Ann Arbor Sci.

Isely D., 1941. Methods of Insect Control, Part I, 2nd ed., Minneapolis, Burgess.

Jacobson M., 1965. Insect Sex Attractants, New York, Wiley-Interscience.

Jacobson M., 1972. Insect Sex Pheromones, New York-London, Academic Press. [Имеется перевод: Джекобсон М. Половые феромоны насекомых. — М.: Мир, 1976.]

James P. E. (1972). Methods and equipment for irradiating insects, Trans. Am. Soc. Agric. Eng., **115**, 160—162.

Jermy T. (1966). Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects, Entomol. Exp. Appl., **9**, 1—12.

Jermy T., Matolcsy G. (1967). Antifeeding effect of some systemic compounds on chewing phytophagous insects, Acta Phytopathol., **2**, 219—224.

Jewett H. H. (1932). The resistance of certain red clovers and alfalfas to leaf hopper injury, Kentucky Agr. Exp. Sta. Bull., **329**, 155—172.
Johansen C., 1971. Principles of insect control. In: Fundamentals of Applied Entomology, 2nd ed., Pfadt R. E. (ed.), New York, MacMillan, pp. 171—190.
Johansen C. A. (1957). History of biological control of insects in Washington, Northwest Sci., **31**, 57—79.
Johnson H. W., Hollowell E. A. (1935). Pubescent and glabrous characters of soybeans as related to resistance to injury by the potato leafhopper, J. Agr. Res., **51**, 371—381.
Jones R. L., Lewis W. J., Bowman M. C., Beroza M., Bierl B. A. (1971). Host-seeking stimulant for parasite of corn earworm: isolation, identification, and synthesis, Science, **173**, 842—843.
Kaae R. S., McLaughlin J. R., Shorey H. H., Gaston L. K. (1972). Sex pheromones of Lepidoptera. XXXII. Disruption of intraspecific pheromone communication in various species of Lepidoptera by permeation of the air with looplure or hexalure, Environ. Entomol., **1**, 651—653.
Kaae R. S., Shorey H. H., Gaston L. K., Hummel H. H. (1974). Sex pheromones of Lepidoptera: Disruption of pheromone coommunication in *Trichoplusia ni* and *Pectinophora gossypiella* by permeation of the air with non-pheromone chemicals, Environ. Entomol., **3**, 87—89.
Karlson P., Butenandt A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects, Ann. Rev. Entomol., **4**, 39—58.
Karlson P., Hoffmeister H., Hoppe W., Huber R. (1963). Zur Chemie des Ecdysons, Ann. Chem., **662**, 1—20.
Katiyar K. P., Ramirez E. (1972). Suppression of the reproductive potential of a wild strain Mediterranean fruit fly by gamma irradiated males in caged coffeė trees, Turrialba, **22**, 156—159.
Keen F. P. (1936). Relative susceptibility of ponderosa pines to bark-beetle attack, J. Forestry, **34**, 919—927.
Kellen W. R., 1974. Protozoan pathogens. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 558—563.
Kennedy J. S. (1953). Insect population balance and chemical control of pests, Chem. and Ind., **1953**, 1329—1332.
Kerrich G. J. (1960). The state of our knowledge of the systematics of the Hymenoptera Parasitica, Trans. Soc. Brit. Entomol., **14**, 1—18.
Хватова Л. П. Питание большой синицы, полевого воробья и вертишейки. — В кн.: Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми./Под ред. Л. П. Познанина. —
Kindler S. D., Kehr W. R., Ogden R. L. (1971). Influence of pea aphids and spotted alfalfa aphids on the stand, yield of dry matter, and chemical composition of resistant and susceptible varieties of alfalfa, J. Econ. Entomol., **64**, 653—657.
Kirby W., Spence W., 1867. An Introduction on Entomology, 7th ed. London, Longmans, Green. [Имеется перевод: Кэрби В., Спенс В. Общая естественная история насекомых. — М., 1863.]
Klassen W., 1975. Impressions of applied insect pathology in the U.S.S.R., U.S. Dep. Agr., Agr. Res. Serv., Hyattsville (mimeograph).
Klassen W., Creech J. F., Bell R. A. (1970a). The potential for genetic suppression of insect populations by their adaptations to climate, U.S. Dep. Agr. Misc. Pub., **1178**.
Klassen W., Knipling E. F., McGuire J. U., Jr. (1970b). The potential for insect-population suppression by dominant conditional lethal traits, Ann. Entomol. Soc. Am., **63**, 238—255.
Klein M. G., 1972. Microorganisms associated with the introduced pine sawfly, *Diprion similis* (Hartig) (Hymenoptera: Diprionidae), in Wisconsin, Ph. D. Thesis, Univ. Wisc.

Klein M. G., Coppel H. C. (1973). *Entomophtora tenthredinis*, a fungal pathogen of the introduced pine sawfly in northwestern Wisconsin, Ann. Entomol. Soc. Am., **66**, 1178—1180.
Klein M. G., Lawrence K. O., Ladd T. L., Jr. (1973). A modified trap for the Japanese beetle, J. Econ. Entomol., **66**, 275—276.
Klomp H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius L.* (Lep., Geom.), Advan. Ecol. Res., **3**, 207—305.
Klun J. A., 1974. Biochemical basis of resistance of plants to pathogens and insects: insect hormone mimics and selected examples of other biologically active chemicals derived from plants. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F.G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 463—484.
Knight F. (1962). Integration of biological and chemical control, Bull. Entomol. Soc. Am., **8**, 196—199.
Knight F. B. (1958). The effects of woodpeckers on populations of the Engelmann spruce beetle, J. Econ. Entomol., **51**, 603—607.
Knipling E. F. (1955). Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males, J. Econ. Entomol., **48**, 459—462.
Knipling E. F. (1959). Sterile male method of population control, Science, **130**, 902—904.
Knipling E. F. (1960a). Use of insects for their own destruction, J. Econ. Entomol., **53**, 415—420.
Knipling E. F. (1960b). The eradication of the screw-worm fly, Sci. Am., **203**(4), 54—61.
Knipling E. F. (1964). The potential role of the sterility method for insect population control with special reference to combining this method with conventional methods, U.S. Dep. Agr., Agr. Res. Serv., **33**, **98**.
Knipling E. F., 1966. Introduction. In: Insect Colonization and Mass Production, Smith C. N. (ed.), New York, Academic Press, pp. 1—12.
Knipling E. F., 1967. Sterile technique — Principles involved, current application, limitations, and future application. In: Genetics of Insect Vectors of Disease, Wright J. W., Pal R. (eds.), Amsterdam-London-New York, Elserier, pp. 587—616.
Knipling E. F. (1970). Suppression of pest Lepidoptera by releasing partially sterile males: A theoretical appraisal, BioScience, **20**, 465—470.
Knipling E. F., McGuire J. U., Jr. (1966). Population models to test the theoretical effects of sex attractants used in insect control, U.S. Dep. Agr., Agr. Inform. Bull., **308**.
Knopf J. A. E., Pitman G. B. (1972). Aggregation pheromone for manipulation of the Douglas-fir beetle, J. Econ. Entomol., **65**, 723—726.
Köllar V., 1840, A Treatise on Insects Injurious to Gardeners, Foresters, and Farmers (transl. from German by Louden J. and M.), London, Smith W.
Kramer J. P. (1963). The entomophilic microsporidians, Recent Progr. Microbiol., 8, 175—182.
Krassilstschk I. M. (1888). La production industrielle des parasites végétaux pour la destruction des insectes nuisibles, Bull. Sci. France Belg., **19**, 461—472.
Krebs C. J., 1972. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, New York, Harper and Row.
Krieg A., 1961. Grundlagen der Insectenpathologie, Vieren-, Rickettsien- und Bacterien-Infektionen, Darmstadt, Steinkopff.
Krieg A., 1963. Rickettsiae and rickettsioses. In: Insect Pathology: An Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, Academic Press, Vol. I, pp. 577—617.
Krieg A., 1971. Possible use of rickettsiae for microbial control of insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 173—179.

Kudo R. R., 1954. Protozoology, 4th ed., Springfield, Thomas C. C.
Kunike G. (1930). Zur Biologie der kleinen Wachsmotte, *Achroea grisella* Fabr., Z. Angew. Entomol., **16**, 304—356.
Kunz S. E., Graham M. R., Hogan B. F., Eschle J. L. (1974). Effect of releases of sterile horn flies into a native population of horn flies, Environ. Entomol., **3**, 159—162.
Kushner D. J., Heimpel A. M. (1957). Lecithinase production by strains of *Bacillus cereus* Fr. and Fr. pathogenic for the larch sawfly Pristiphora erichsonii (Htg.), Can. J. Microbiol., **3**, 547—551.
LaBrecque G. C. (1961). Studies with three alkylating agents as house fly sterilants, J. Econ. Entomol., **54**, 684—689.
LaBrecque G. C., Meifert D. W., Smith C. N. (1962). Mating competitiveness of chemosterilized and normal male house flies, Science, **136**, 388—389.
LaBrecque G. C., Smith C. N. (eds.), 1968. Principles of Insect Chemosterilization, New York, Appleton-Century-Crofts. [Имеется перевод: Генетические методы борьбы с вредными насекомыми (хемостерилизация насекомых). Под ред. Дж. Ла Брек, К. Смит. — М.: Колос, 1971.]
LaChance L. E., Knipling E. F. (1962). Control of insect populations through genetic manipulations, Ann. Entomol. Soc. Am., **55**, 515—520.
Laird M. (1967). A coral island experiment: A new approach to mosquito control, WHO Chron., **21**, 18—26.
Laird M., 1971. Microbial control of arthropods of medical importance. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 387—406.
Laird M. (1973). Environmental impact of insect control by microorganisms, Ann. N.Y. Acad. Sci., **217**, 218—226.
Lal K. B., Husain M. A. (1945). Hairiness of cotton leaves and antijassid resistance, Current Sci., **14**, 153—154.
LaRivers I. (1949). Entomic nematode literature from 1926 to 1946. Exclusive of medical and veterinary titles, Wasmann Collector, **7**, 177—206.
Laven H. (1974). Genetic control of mosquitoes, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **5**, 19—26.
Laven H., Cousserans J., Guille G. (1972). Eradicating mosquitoes using translocations: a first field experiment, Nature, **236**, 456—457.
Lawson F. R., Rabb R. L., Guthrie F. E., Bowery T. G. (1961). Studies of an integrated control system for hornworms on tobacco, J. Econ. Entomol., **54**, 93—97.
LeConte J. L., (1874). Hints for the promotion of economic entomology, Proc. Am. Assoc. Advan. Sci., **22** (Part IIb), 10—22.
Leggett J. E., Cross W. H. (1971). A new trap for capturing boll weevils, U.S. Dep. Agr. Coop. Econ. Insect Rep., **21**, 773—774.
Legner E. F. (1970). Attraction of *Hippelates* eye gnats and other minute Diptera to baits and man with considerations on competitive displacement by exotic non-problem species, Proc. Calif. Mosq. Contr. Assoc., **37**, 119—126.
Legner E. F., Hauser W. J., Fisher T. W., Medved R. A. (1975a). Biological aquatic weed control by fish in the Lower Sonoran Desert of California, Calif. Agr., **29**(11), 8—10.
Legner E. F., Medved R. A. (1972). Predators investigated for the biological control of mosquitoes and midges at the University of California, Riverside, Proc. Calif. Mosq. Contr. Assoc., **40**, 109—111.
Legner E. F., Medved R. A., Hauser W. J. (1975b). Predation by the desert pupfish, *Cyprinodon macularius* on *Culex* mosquitoes and benthic chironomid midges, Entomophaga, **20**, 23—30.
Legner E. F., Sjogren R. D., Hall I. M. (1974). The biological control of medically important arthropods, CRC Critical Rev. Environ. Contr., **4**, 85—113.
Legner E. F., Yu H. S., Medved R. A., Badgley M. E. (1975c). Mosquito and chironomid midge control by planaria, Calif. Agr., **29**(11), 3—6.

Leius K. (1960). Attractiveness of different foods and flowers to the adults of some hymenopterous parasites, Can. Entomologist, **92**, 369—376.

Leius K. (1961). Influence of food on fecundity and longevity of adults of *Itoplectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae), Can. Entomologist, **93**, 771—780.

Lemarie J. (1933). Neue Kontrollmethode des Nonnenvorkommens, Anz. Schädlingskunde, **9**, 43.

Leonard M. D. (1933). Notes on the giant toad, *Bufo marinus* (L.) in Puerto Rico, J. Econ. Entomol., **26**, 67—72.

LeRoux E. J., Paradis R. O., Hudon M. (1963). Major mortality factors in the population dynamics of the eye-spotted bud moth, the pistol casebearer, the fruit-tree leaf roller, and the European corn borer in Quebec, Mem. Entomol. Soc. Can., **32**, 67—82.

Leuck D. B. (1972). Induced fall armyworm resistance in pearl millet, J. Econ. Entomol., **65**, 1608—1611.

Lever R. J. A. W. (1969). Pests of the coconut palm, FAO Agric. Studies, **77**.

Levins R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, Bull. Entomol. Soc. Am., **15**, 237—240.

Lewallen L. L. (1964). Effects of farnesol and Ziram on mosquito larvae, Mosq. News, **24**, 43—45.

Lewontin R. C., 1965. Discussion of paper by P. DeBach. In: Genetics of Colonizing Species, Baker H. G., Stebbins G. L. (eds.), New York, Academic Press, pp. 304—306.

Liles J. N., Dunn P. H. (1959). Preliminary laboratory results on the susceptibility of *Aedes aegypti* L. to *Bacillus thuringiensis* B., J. Insect. Pathol., **1**, 309—310.

Lindley G., 1831. A Guide to the Orchard and Kitchen Garden, London, Longman, Rees, Orme, Brown and Greene.

Linquist A. W. (1955). The use of gamma radiation for control or eradication of the screw-worm, J. Econ. Entomol., **48**, 467—469.

Lipa J. J., 1975. An Outline of Insect Pathology (transl. from Polish by Markiewicz), Warsaw, Foreign Sci. Pub. Dep., Nat. Center Sci. Techn. Econ. Inform.

Liu G. (1939). Some extracts from the history of entomology in China, Psyche, **46**, 23—28.

Lloyd D. C. (1960), Significance of the type of host plant crop in succesful biological control of insect pests, Nature, **187**, 430—431.

Lloyd E. P., Merkl M. E., Tingle F. C., Scott W. P., Hardee D. D., Davich T. B. (1972). Evaluation or male-baited traps for control of boll weevils following a reproduction-diapause program in Monroe County, Mississippi, J. Econ. Entomol., **65**, 552—555.

Lloyd E. P., Tingle F. C., McCoy J. R., Davich T. B. (1966). The reproduction-diapause approach to population control of the boll weevil, J. Econ. Entomol., **59**, 813—816.

Lloyd E. P., Tingle F. C., Merkl M. E., Burt E. C., Smith D. B., Davich T. B. (1967). Comparison of three rates of application of ultra-low-volume azinphosmethyl in a reproduction-diapause control program against the boll weevil, J. Econ. Entomol., **60**, 1696—1699.

Lorando N. T. (1929). A biological method of destroying bedbugs, Sci. Monthly, **29**, 265—268.

Lotka A. J., 1925. Elements of Physical Biology, Baltimore, Williams and Wilkins.

Lowrie R. C., Jr. (1973). The effect of competition between larvae of *Aedes* (*S.*) *albopictus* Skuse and *A.* (*S.*) *polynesiensis* Marks, J. Med. Entomol., **10**, 23—30.

Lucas A. M. (1969). The effect of population structure on the success of insect introductions, Heredity, **24**, 151—157.
Luckmann W. H., Gangrade G., Broersma D. B. (1967). Inducing sterility in the onion maggot, J. Econ. Entomol., **60**, 737—741.
Luginbill P. (1969). Developing resistant plants — the ideal method of controlling insects, U. S. Dep. Agr. Prod. Res. Rep., **111**.
Lüscher M., 1972. Environmental control of juvenile hormone (JH) secretion and caste differentiation in termites. In: Progress in Comparative Endocrinology, Hoar W. S., Bern H. A. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 509—514.
Lysenko O., 1963. The taxonomy of entomogenous bacteria. In: Insect Pathology: An Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, Academic Press, Vol. II, pp. 1—20.
Lysenko O. (1964). Some thoughts to the taxonomy of *Bacillus thuringiensis* Berliner, International colloquium of insect pathology, Paris 1962, Entomophaga Mém., Hors-Sér., **2**, 239—244.
Lysenko O., Kučera M., 1971. Micro-organisms as sources of new insecticidal chemicals: Toxins. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 205 — 227.
Mackauer M. (1972). Genetic aspects of insect production, Entomophaga, **17**, 27—48.
MacLellan C. R. (1971). Woodpecker ecology in the apple orchard environment, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 273—284.
MacLeod D. M. (1954). Investigations on the genera *Beauveria* Vuill. and *Tritirachium* Limber, Can. J. Botan., **32**, 818—890.
MacPhee A. W. MacLellan C. R. (1972). Ecology of apple orchard fauna and development of integrated pest control in Nova Scotia, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **3**, 197—208.
Maddox J. V. (1973). The persistence of microsporidia in the environment. In: Some Recent Advances in Insect Pathology, Roberts D. W., Yendol W. G. (eds.), Misc. Pub. Entomol. Soc. Am., **9**, 99—104.
Madelin M. F. (1966). Fungal parasites of insects, Ann. Rev. Entomol., **11**, 423—448.
Mally C. W. (1916). On the selection and breeding of desirable strains of beneficial insects, S. African J. Sci., **13**, 191—195.
Malthus T R., 1798. An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society, London, J. Johnson. [Имеется перевод: Мальтус Т. Р. Опыт о законе народонаселения. — СПб., 1868.]
Manglitz G. R., Russell L. M. (1974). Cross matings between *Therioaphis maculata* (Buckton) and *T. trifolii* (Monell) (Hemiptera: Homoptera: Aphididae) and their implications in regard to the taxonomic status of the insects, Proc. Entomol. Soc. Washington, **76**, 290—296.
Maramorosch K. (ed.), 1968. Insect Viruses, New York, Springer.
Marchal P. (1908). The utilization of auxiliary entomophagous insects in the struggle against insects injurious to agriculture, Pop. Sci. Monthly, **72**, 352—370; 406—419.
Marlatt C. L. (1898). A brief historical survey of the science of entomology, with an estimate of what has been, and what remains to be accomplished, Proc. Entomol. Soc. Washington, **4**, 83—120.
Marriott S. (1943). Breeding jassid-resistant cotton varieties, Queensland Agr. J., **57**, 204—206.
Marston N., Campbell B., Boldt P. E. (1975). Mass producing eggs of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.), U. S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1510**.
Martignoni M. E. 1964. Mass production of insect pathogens. In: Biological Con-

trol of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 579—609.
Martouret D. (1961). Les toxines de *Bacillus thuringiensis* et leur processus d'action chez les larves de lepidoptères, Symp. XII Phytopharm. Phytiat. (Ghent, Belgium), 8, 1—14.
Marx J. L. (1973). Insect control. II. Hormones and viruses, Science, **181**, 833—835.
Masaki S. (1968). Geographic adaptation in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* (Linné) (Lepidoptera: Noctuidae), Bull. Faculty Agr. Hirosaki Univ., **14**, 16—26.
Massey C. L. (1974). Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States, U.S. Dep. Agr., Agr. Handbk., **446**.
Massey C. L., Wygant N. D. (1954). Biology and control of the Engelmann spruce beetle in Colorado, U.S. Dep. Agr. Circ., **944**.
Matsumoto Y. A. (1962). A dual effect of coumarin, olfactory attraction and feeding inhibition, on the vegetable weevil adult, in relation to the uneatability of sweet clower leaves, Jap. J. Appl. Entomol. Zool., **6**, 141—149.
Matsumura F., Tai A., Coppel H. C. (1969). Termite trail-following substance, isolation and purification from *Reticulitermes virginicus* and fungus—infected wood, J. Econ. Entomol., **62**, 599—603.
Matthews R. W. (1974). Biology of Braconidae, Ann. Rev. Entomol., **19**, 15—32.
Maxwell F. G., 1972. Host plant resistance to insects — nutritional and pest management relationships. In: Insect and Mite Nutrition, Rodriguez J. G. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 599—609.
Maxwell F. G., Jenkins, J. N., Parrott W. L. (1972). Resistance of plants to insects, Advan. Agron., **24**, 187—265.
Maxwell F. G., Parrott W. L., Jenkins J. N., Lafever H. N. (1965). A boll weevil feeding deterrent from the calyx of an alternate host, *Hibiscus syriacus*, J. Econ. Entomol., **58**, 985—988.
May A. W. S. (1951). Jassid resistance of the cotton plant, Queensland J. Agr. Sci., 8(4), 43—68.
Mayer D. F., Beirne B. P. (1974). Aspects of the ecology of apple leaf rollers (Lepidoptera: Tortricidae) in the Okanagan Valley, British Columbia, Can. Entomol., **106**, 349—352.
Mayer M. S., McLaughlin J. R. (1975). An annotated compendium of insect sex pheromones, Florida Agr. Exp. Sta. Monogr. Ser., **6**.
McClanahan R. J. (1970). Integrated control of the greenhouse whitefly on cucumbers, J. Econ. Entomol., **63**, 599—601.
McClanahan R. J. (1971). *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 57—59.
McClelland G. A. H. (1974). Some man-made mosquito problems in Africa and prospects for their rational solution, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **5**, 27—41.
McColloch J. W., Salmon S. C. (1923). The resistance of wheat to the Hessian fly — a progress report, J. Econ. Entomol., **16**, 293—298.
McCook H. C. (1883). Ants as beneficial insecticides, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, **1882**, 263—271.
McDonald F. J., 1974. The future of chemical sterilants in entomology, their use against insect populations in the field, and their mammalian toxicity and hazards. In: The Use of Genetics in Insect Control., Pal R., Whitten M.J. (eds.), New York, American Elsevier, pp. 255—238.
McDonald I. C. (1970). Population cage studies with wild-type and mutant strains of the house fly, Ann. Entomol. Soc. Am., **63**, 187—191.
McDonald I. C., Overland D. E. (1972). Temperature-sensitive mutations in

the house fly: The characterization of heat-sensitive recessive lethal factors on autosome III, J. Econ. Entomol., **65**, 1364—1368.

McGovern W. L., *Cross W. H.*, *Harris W.* (1975). Implications of early emergence of *Bracon mellitor*, a parasite of the boll weevil J. Georgia Entomol. Soc. **10**, 183—186.

McGugan B. M., *Coppel H. C.* (1962). Biological control of forest insects 1910—1958. In: A Review of the Biological Control Attempts against Insects and Weeds in Canada, Commonwealh Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **2**, 35—127.

McLaren I. A. (ed.), 1971. Natural Regulation of Animal Populations, New York, Atherton.

McLaughlin J. R., *Shorey H. H.*, *Gaston L. K.*, *Kaae R. S.*, *Stewart F. D.* (1972). Sex pheromones of Lepidoptera. XXXI. Disruption of sex pheromone communication in *Pectinophora gossypiella* with hexalure, Environ. Entomol., **1**, 645—650.

McLaughlin R. E. (1966). Infection of the boll weevil with *Mattesia grandis* induced by a feeding stimulant, J. Econ. Entomol., **59**, 909—910.

McLaughlin R E. (1967). Development of the bait principle for boll weevil control. 2. Field cage tests with a feeding stimulant and the protozoan *Mattesia grandis*, J. Invert. Pathol., **9**, 70—77.

McLaughlin R. E., 1971. Use of protozoans for microbial control of insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 151—172.

McLaughlin R. E. (1973). Protozoa as microbial control agents. In: Some Recent Advances in Insect Pathology, Roberts D. W., Yendol W. G. (eds.), Misc. Pub. Entomol. Soc. Am., **9**, 95—98.

McLaughlin R. E., *Cleveland T. C.*, *Daum R. J.*, *Bell M. R.* (1969). Development of the bait principle for boll weevil control. 4. Field tests with a bait containing a feeding stimulant and the sporozoans *Glugea gasti* and *Mattesia grandis*, J. Invert. Pathol., **13**, 429—441.

McLaughlin R. E., *Daum R. J.*, *Bell M. R.* (1968). Development of the bait principle for boll weevil control. 3. Field cage tests with a feeding stimulant and the protozoans *Mattesia grandis* (Neogregarinida) and a microsporidian, J. Invert. Pathol., **12**, 168—174.

McLeod J. H. (1938). The control of the greenhouse whitefly in Canada by the parasite *Encarsia formosa* Gahan., Sci. Agr., **18**, 529—535.

McLeod J. H. (1953). Statuses of some introduced parasites and their hosts in British Columbia, Proc. Entomol. Soc. British Columbia, **50**, 19—27.

McLeod J. H (1962). Biological control of pests of crops, fruit trees ornamentals , and weeds in Canada up to 1959. In: A Review of the Biological Control Attempts against Insects and Weeds in Canada, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **2**, 1—33.

McLeod J. H., *McGugan B. M.*, *Coppel H. C.* (1962). A review of biological control attempts against insects and weeds in Canada, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **2**.

McLeod J. M. (1975). Parasitoid evaluation: The monitoring problem, Melsheimer Entomol. Ser., **17**, 1—12.

McMillian W. W., *Bowman M. C.*, *Burton R. L.*, *Starks K. J.*, *Wiseman B. R.* (1969). Extract of chinaberry leaf as a feeding deterrent and growth retardant for larvae of the corn earworm and fall armyworm, J. Econ. Entomol., **62** 708—710.

McMillian W. W., *Wiseman B. R.* (1972). Host plant resistance: A twentieth century look at the relationship between *Zea mays* L. and *Heliothis zea* (Boddie), Univ. Florida Monogr. Ser., **2**.

Mechalas B. J., *Anderson N. B.* (1964). Bioassay of *Bacillus thuringiensis* Berliner-based microbial insecticides. II. Standartization, J. Insect. Pathol., **6**, 218—224.

Mechalas B. J., Dunn P. H. (1964). Bioassay of *Bacillus thuringiensis* Berliner-based microbial insecticides. I. Bioassay procedures, J. Insect Pathol., **6**, 214—217.

Melander A. L. (1914). Can insects become resistant to sprays? J. Econ. Entomol., **7**, 167—173.

Melvin R., Bushland R. C. (1940). The nutritional requirements of screw-worm larvae, J. Econ. Entomol., **33**, 850—852.

Menn J. J., Beroza M., 1972. Insect Juvenile Hormones — Chemistry and Action, New York-London, Academic Press.

Merritt R. W. (1975). Cattle dropping degradation activities by the scarab, *Aphodius fimetarius* (L.), in the Sierra foothills of California, Proc. No. Cent. Br. Entomol. Soc. Am., **30**, 97.

Mertins J. W., Coppel H. C. (1968). The changing role of *Exenterus amictorius* (Panzer), a parasite of *Diprion similis* (*Hartig*) in Wisconsin, Univ. Wisc. Forestry Res. Notes, **138**.

Mertins J. W., Coppel H. C. (1971). The insect parasites of the introduced pine sawfly, *Diprion similis* (Hartig) (Hymenoptera: Daprionidae), in Wisconsin with keys to the adults and mature larval remains, Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Letters, **59**, 127—168.

Mertins J. W., Coppel H. C. (1973). Adaptation of native and exotic hyperparasites to the introduced primary sawfly parasite, *Exenterus amictorius* (Panzer) in Wisconsin, Entomophaga, **18**, 19—23.

Mertins J. W., Coppel H. C. (1974). History of biological control attempts against insects and weeds in Wisconsin, Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Letters, **62**, 115—132.

Mertins J. W., Coppel H. C., Karandinos M. G. (1975). Potential for suppressing *Diprion similis* (Hymenoptera; Diprionidae) with pheromone trapping: A population model, Res. Popul. Ecol., **17**, 77—84.

Mesnil L. P. (1967). History of a success in biological control: The winter moth project in Canada, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Bull., 8.

Messenger P. S., van den Bosch R., 1971. The adaptability of introduced biological control agents. In: Biological Control, Huffaker C. B. (ed.), NewYork-London, Plenum Press, pp. 68—92.

Metcalf C. L., Flint W. P., 1932. Fundamentals of Insect Life, New York-London, McGraw-Hill.

Metcalf C. L., Flint W. P., Metcalf R. L., 1962. Destructive and Useful Insects; Their Habits and Control, 4th ed., New York-San Francisco-Toronto-London, McGraw-Hill.

Metchnikoff E. (1880). Zur Lehre über Insectenkrankheiten, Zool. Anz., **3**, 44—47.

Meyer R. H. (1975). Release of carbaryl-resistant predatory mites in apple orchards, Environ. Entomol., **4**, 49—51.

Michelbacher A. E., Smith R. F. (1943). Some natural factors limiting the abundance of the alfalfa butterfly, Hilgardia, **15**, 369—397.

Micke A., Nethsinghe D., Sigurbjörnsson B., 1973. Isotopes and Radiation in Agricultural Research in the Soviet Union, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency.

Milby T. H., 1971. Effects of pesticides in occupational exposure. In: Agricultural Chemicals — Harmony or Discord for Food, People and the Environment, Swift J. E. (ed.), Berkeley, Univ. Calif., pp. 80—82.

Miller C. A. (1963). Parasites and the spruce budworm. In: The dynamics of epidemic spruce budworm populations, Morris R. F. (ed.), Mem. Entomol. Soc. Can., **31**, 228—241.

Miller D. R., Weidhaas D. E. (1974). Equilibrium populations during a sterile-male release program, Environ. Entomol., **3**, 211—216.

Miller F. E. (1940). A rearing method for the mass production of *Microplectron fuscipennis* (Zett.), cocoon parasite of the European spruce sawfly, *Gilpinia*

polytoma (Htg.), U. S. Dep. Agr., Bur. Entomol. Plant Quart., ET-**161**.
Miller R. W., Uebel E. C. (1974). Juvenile hormone mimics as feed additives for control of face fly and house fly, J. Econ. Entomol., **67**, 69—70.
Milne A. (1957). The natural control of insect populations, Can. Entomologist, 89, 193—213.
Mitchill S. L. (1799). Observations on cankerworms, and the means of preventing their effects, Trans. Soc. Promt. Agr. Arts. Manuf., **4**, 33—41.
Mitchill S. L. (1823). A methodical enumeration of the principal parasitical animals, N.Y. Med. Physic. J., **2**, 336—359.
Moncrieff R. W., 1950. Mothproofing, London, Hill.
Monro R. E. (1961). Protein turnover and the formation of protein inclusions during sporulation of *Bacillus thuringiensis*, Biochem. J., **81**, 225—235.
Moore N. W. (1967). A synopsis of the pesticide problem, Advan. Ecol. Res., **4**, 75—129.
Moore N. W., 1971. Pesticides and Wildlife, Strasbourg, Council of Europe.
Morris K. R. S., Cameron E. (1935). The biology of *Microplectrion fuscipennis* Zett. (Chalcid.), a parasite of the pine sawfly (Diprion sertifer, Geoff.), Bull. Entomol. Res., **26**, 407—419.
Morris O. N. (1972). Susceptibility of some forest insects to mixtures of commercial *Bacillus thuringiensis* and chemical insecticides, and sensitivity of the pathogen to the insecticides, Can. Entomologist, **104**, 1419—1425.
Morris O. N., Armstrong J. A. (1975). Perliminary field trials with *Bacillus thuringiensis* — chemical insecticide combinations in the integrated control of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae), Can. Entomologist, **107**, 1281—1288.
Morris R. F. (1955). The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference, to the spruce budworm, Can. J. Zool., **33**, 225—294.
Morris R. F. (1959). Single-factor analysis in population dynamics, Ecology, **40**, 580—588.
Morris R. F. (1960). Sampling insect populations, Ann. Rev. Entomol., **5**, 243—264.
Morris R. F. (ed.), (1963a). The dynamics of epidemic spruce budworm populations, Mem. Entomol. Soc. Can., **31**.
Morris R. F. (1963b). Predictive population equations based on key factors, Mem. Entomol. Soc. Can., **32**, 16—21.
Morris R. F., Miller C. A. (1954). The development of life tables for the spruce budworm, Can. J. Zool., **32**, 283—301.
Morse D. H. (1971). The insectivorous bird as an adaptive strategy, Ann. Rev. Ecol. System., **2**, 177—200.
Mott D. G., Angus T. A., Heimpel A. M., Fisher R. A. (1961). Aerial spraying of Thuricide against the spruce budworm in New Brunswick, Can. Dep. Forestry Bi-monthly Prog. Rep., **17** (3), 2.
Moutia L. A., Mamet R (1946). A review of twenty-five years of economic entomology in the island of Mauritius, Bull. Entomol. Res., **36**, 439—445.
Mueller A. J., Sharma R. K., Reynolds H. T., Toscano N. C. (1974). Effect of crop rotations on emergence of overwintered pink bollworm populations in the Imperial Valley, California, J. Econ. Entomol., **67**, 227—228.
Muesebeck C. F. W., Dohanian S. M. (1927). A study in hyperparasitism, with particular reference to the parasites of *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg), U.S. Dep. Agr. Bull., **1487**.
Mukerji M. K., LeRoux E. J. (1969). The effect of predator age on the functional response of *Podisus maculiventris* to the prey size of *Galleria mellonella*, Can. Entomologist, **101**, 314—327.
Mulla M. S., Norland R. L., Ikeshoji T., Kramer W. L. (1974). Insect growth regulators for the control of aquatic midges, J. Econ. Entomol., **67**, 165—170.

Muller H. J. (1927). Artificial transmutation of the gene, Science, **66**, 84—87.
Müller-Kögler E., 1965. Pilzkranheiten bei Insekten, Berlin-Hamburg, Paul Parey.
Muma M. H. (1961). The influence of cover crop cultivation on populations of injurious insects and mites in Florida citrus groves, Florida Entomologist, **44**, 61—68.
Mumford E. P. (1931). Studies in certain factors affecting the resistance of plants to insect pests, Science, **73**, 49—50.
Munakata K. 1970. Insect antifeedants in plants. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, Wood D. L., Silverstein R. M., Nakajima M. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 179—188.
Munroe E. G. (1971). Status and potential of biological control in Canada. In: Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 213—255.
Myburgh A. C. (1965). Low temperature sterilization of false codling moth, *Argyroploce leucotreta* Meyr., in export citrus, J. Entomol. Soc. South Africa, **28**, 277—285.
Nagarkatti S, *Ramachandran Nair K.* (1973). The influence of wild and cultivated Gramineae and Cyperaceae on populations of sugarcane borers and their parasites in north India, Entomophaga, **18**, 419—430.
Nagy B. (1973). Possible role of entomophagous insects in genetic control of codling moth with special reference to *Trichogramma*, Entomophaga, **18**, 185—191.
Nakanishi K., *Koreeda M.*, *Sasaki S.*, *Chang M. L.*, *Hsu H. Y.* (1966). Insect hormones. The structure of ponasterone A, an insect-moulting hormone from the leaves of *Podocarpus nakaii* Hay, Chem. Commun., **1966**, 915—917.
Nara J. M., 1975. Life history and spore production of *Mattesia trogodermae* Canning (Neogregarinida: Ophryocystidae) a pathogen of *Trogoderma glabrum* (Herbst) (Coleoptera: Dermestidae), Univ. Wisc. M. S. Thesis.
Nash R. G., *Cheng T.-H.* (1965). Research and development of food resources in communist China. Part I, BioScience, **15**, 643—656.
National Academy of Sciences: Insect-Pest Management and Control, Pub. **1695**, Washington D. C., NAS, 1969a.
National Academy of Sciences, 1969b. Insect-Plant Interactions, Washington D. C., NAS.
National Academy of Sciences, 1972, Pest control Strategies for the Future, Washington D. C., NAS.
Neilson M. M., *Martineau R.*, *Rose A. H.* (1971). *Diprion hercyniae* (Hartig), European spruce sawfly (Hymenoptera: Diprionidae). In: Biological Control Programmes against Inects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 136—143.
Neilson M. M., *Morris R. F.* (1964). The regulation of European spruce sawfly numbers in the Maritime Provinces of Canada from 1937 to 1963, Can. Entomologist, **96**, 773—784.
Newsom L. D. (1967). Consequences of insecticide use on nontarget organisms, Ann. Rev. Entomol., **12**, 257—286.
Newsom L. D. (1971). The end of an era and future prospects for insect control, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 117—136.
Newsom L. D., 1974. Pest management: History, current status and future progress. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 1—18.
Nicholls C. F. (1963). Some entomological equipment, Can. Dep. Agr., Res. Inst. Inform. Bull., **2**.

Nicholson A. J. (1933). The balance of animal populations, J. Animal. Ecol., **2** (Suppl. 1), 132—178.
Nicholson A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations, Australian J. Zool., **2**, 9—65.
Nicholson A. J. (1958). Dynamics of insect populations, Ann. Rev. Entomol., **3**, 107—136.
Nicholson A. J., Bailey V. A. (1935). The balance of animal populations, Proc. Zool. Soc. London, Part II, 551—598.
Nickel J. L. (1973). Pest situation in changing agricultural systems — a review, Bull. Entomol. Soc. Am., **19**, 136—142.
Nickle W. R. (1973). Nematode parasites of insects, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **4**, 145—163.
Nickle W. R. 1974. Nematode infections. In: Insect Diseases, Cantwell G. E. (ed.), New York, Marcel Dekker Vol. II, pp. 327—376.
Nielson M. W., Don H. (1974). Interaction between biotypes of the spotted alfalfa aphid and resistance in alfalfa, J. Econ. Entomol., **67**, 368—370.
Nielson M. W., Don H., Schonhorst M. H., Lehanan W. F., Marble V. L. (1970). Biotypes of the spotted alfalfa aphid in western United States, J. Econ. Entomol., **63**, 1822—1825.
Norland R. L., Mulla M. S. (1975). Impact of Altosid on selected members of an aquatic ecosystem, Environ. Entomol., **4**, 145—152.
Norris J. R., 1971. The protein crystal toxin of *Bacillus thuringiensis*: Biosynthesis and physical structure. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 229—246.
Norris J. R., Burges H. D. (1965). The identification of *Bacillus thuringiensis*, Entomophaga, **10**, 41—47.
North D. T. (1975). Inherited sterility in Lepidoptera, Ann. Rev. Entomol., **20**, 167—182.
North D. T., Holt G. G., 1968. Genetic and cytogenetic basis of radiation-induced sterility in the male cabbage looper *Trichoplusia ni*. In: Isotopes and Radiation in Entomology, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 391—403.
North D. T., Holt G. G. (1970). Population control of Lepidoptera: The genetic and physiological basis, Manitoba Entomol., **4**, 53—59.
North D. T., Holt G. G., 1971. Inherited sterility and its use in population suppression of Lepidoptera. In: Application of Induced Sterility for Control of Lepidopterous Populations, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 99—111.
Novák V. J. A., 1966. Insect Hormones, London, Methuen.
Nutting W. B. (1968). Host specificity in parasitic acarines, Acarologia, **10**, 165—180.
Oatman E. R., Hall I. M., Arakawa K. Y., Plather G. R., Bascom L. A., Beegle C. C. (1970). Control of the corn earworm on sweet corn in southern California with a nuclear polyhedrosis virus and *Bacillus thuringiensis*, J. Econ. Entomol., **63**, 415—421.
Olkowski W. (1974). A model ecosystem management program, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **5**, 103—117.
Olkowski W., Pinnock C., Toney W., Moser G., Neasbitt W., van den Bosch R., Olkowski H. (1974). An integrated insect control program for street trees, Calif. Agr., **28** (1), 3—4.
Olliff A. S. (1891). Insect friends and foes; lady-birds or *Coccinellidae*, Agr. Gaz. New So. Wales, **2**, 63—66.
Ordish G., 1967. Biological Methods in Crop Pest Control, London, Constable.
Ordish G., 1972. The Great Wine Blight, London, Dent and Sons.
Ostaff D., Gray D. E. (1975). Termite (Isoptera) suppression with toxic baits, Can. Entomologist, **107**, 1321—1325.

Packard C. M. (1928). The Hessian fly in California, Dep. Ag. T. Bull., **81**.
Packard C. M., Martin J. H., 1952. Resistant crops, the ideal way. In: Insects. The Yearbook of Agriculture 1952, Stefferud A. (ed.), Washington D. C., U.S. Gov. Printing Off., pp. 429—436.
Painter R. H. (1930). The biological strains of Hessian fly, J. Econ. Entomol., **23**, 322—326.
Painter R. H. (1936). The food of insects and its relation to resistance of plants to insect attack, Am. Naturalist, **70**, 547—566.
Painter R. H., 1951. Insect Resistance in Crop Plants, New York, MacMillan. (Имеется перевод: Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым. — М.: ИЛ, 1953.)
Painter R. H. (1966). Plant resistance as a means of controlling insects and reducing their damage. In: Pest Control by Chemical, Biological, Genetic, and Physical Means; a Symposium (Chairman E. F. Knipling), pp. 138—148, U. S. Dep. Agr., Agr. Res. Serv , **33—110**.
Painter R. H., 1968. Preface to paperbound edition of «Insect Resistance in Crop Plants», Lawrence, Univ. Kansas.
Painter R. H., Salmon S. C., Parker J. H. (1931). Resistance of varieties of winter wheat to Hessian fly, Kansas Agric. Exp. Sta. Tech. Bull., **27**.
Pal R., Whitten M. J (eds.), 1974. The Use of Genetics in Insect Control, New York, American Elsevier.
Pallos F. M., Menn J. J., 1972. Synthesis and activity of juvenile hormone analogs. In: Insect Juvenile Hormones — Chemistry and Action, Menn J. J., Beroza M. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 303—316.
Parnell F. R. (1925). Breeding jassid resistant cottons, J. Union South Africa Dep. Agr., **11**, 153—158.
Parnell F. R. (1927). South Africa, Cotton-breeding Station, Barberton, Report for season 1925—1926, Empire Cotton Growing Corp. Rep. Exp. Sta., **1925—1926**, 24—44.
Parnell F. R. (1935). Origin and development of the U4 cotton, Empire Cotton Growing Corp. Rev., **12**, 177—182.
Parnell F. R., King H. E., Ruston D. F. (1949). Jassid resistance and hairiness of the cotton plant, Bull. Entomol. Res., **39**, 539—575.
Pasteur L. (1874). On the use of fungi against phylloxera, Compt. Rend., **79**, 1233—1234.
Pathak M. D. (1969). Stem borer and leafhopper-planthopper resistance in rice varieties, Entomol. Exp. Appl., **12**, 789—800.
Pathak M. D., 1970. Genetics of plants in pest management. In: Concepts of Pest Management, Rabb R. L., Guthrie F. E. (eds.), Raleigh, North Carolina St. Univ., pp. 138—157.
Patterson R. S., Weidhaas D. E., Ford H. R. Lofgren C. S. (1970). Suppression and elimination of an island population of *Culex pipiens* quinquefasciatus with sterile males, Science, **168**, 1368—1370.
Pausch R. D. (1969). A laboratory evaluation of baits and chemosterilants on the little house fly, J. Econ. Entomol., **62**, 25—28.
Pearce G. T., Gore W. E., Silverstein R. M. et al., (1975). Chemical attractants for the smaller European elm bark beetle *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae), J. Chem. Ecol., **1**, 115—124.
Pearl R., 1925. The Biology of Population Growth, New York, Alfred A. Knopf.
Pearl R., Reed L. J. (1920). On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation, Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.), **6**, 275—288.
Peat J. E. (1930). Reports received from experiment stations, 1928—1929. Southern Rhodesia, Empire Cotton Growing Corp. Rep. Exp. Sta., **1928—1929**, 112—119.
Peck W. D. (1795). The description and history of the cankerworm, Mass. Mag., **7**, 323—327; 415—416.

Peck W. D. (1800). Natural history of the slug worm, Mass. Soc. Promot. Agr. Papers (1799), 9—22.
Pepper B. B., Driggers B. F. (1934). Non-economic insects as intermediate hosts of parasites of the oriental fruit moth, Ann. Entomol. Soc. Am., **27**, 593—598.
Petersen J. J. (1973). Role of mermithid nematodes in biological control of mosquitoes, Exp. Parasitol., **33**, 239—247.
Petersen J. J., Hoy J. B., O'Berg A. G. (1972). Preliminary field tests with *Reesimermis nielseni* (Mermithidae: Nematoda) against mosquito larvae in California rice fields, Calif. Vector Views, **19**, 47—50.
Petersen J. J., Willis O. R. (1972a). Procedures for the mass rearing of a mermithid parasite of mosquitoes, Mosq. News, **32**, 226—230.
Petersen J. J., Willis O. R. (1972b). Results of preliminary field applications of *Reesimermis nielseni* (Mermithidae: Nematoda) to control mosquito larvae, Mosq. News, **32**, 312—316.
Phelps R. J., DeFoliart G. R. (1964). Nematode parasitism of Simuliidae, Univ. Wisc. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., **245**.
Phillips J. H., 1971. Effect of pesticide chemicals on marine organisms. In: Agricultural Chemicals — Harmony or Discord for Food, People and the Environment, Swift J. E. (ed.), Berkeley, Univ. Calif., pp. 68—70.
Phillipsen W. J., 1975. Descriptions and biologies of *Acotyledon* sp. (Acaridae), *Histiostoma* sp. (Anoctidae) and *Urobovella* sp. (Uropodidae), mites associated with the Formosan termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, with notes on iridescent viruses, Univ. Wisc. Ph. D. Thesis.
Pickens L. G., Miller R. W. (1975). Growth-regulating chemicals tested against nontarget insect fauna in bovine fecal pats, Environ, Entomol., **4**, 46—48.
Pickett A. D., MacPhee A. W. (1965). Twenty years' experience with integrated control programmes in Niva Scotia apple and pear orchards, Proc. 12th Intern. Congr. Entomol. (London, 1961), 597.
Pickett A. D., Patterson N. A., Stultz H. T., Lord F. T. (1946). The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia: I. An appraisal of the problem and a method of approach, Sci. Agr., **26**, 590—600.
Pielou D. P., Glasser R. F. (1951). Selection for DDT tolerance in a beneficial parasite, *Macrocentrus ancylivorus* Roh. I. Some survival characteristics and the DDT resistance of the original laboratory stock, Can. J. Zool., **29**, 90—101.
Piemeisel R. L. (1954). Replacement control: Changes in vegetation in relation to control of pests and diseases, Botan. Rev., **20**, 1—32.
Piemeisel R. L., Carsner E. (1951). Replacement control and biological control, Science, **113**, 14—15.
Pimentel D. (1961).On a genetic feed-back mechanism regulating populations of herbivores, parasites and predators, Am. Naturalist, **95**, 65—79.
Pimentel D. (1963). Introducing parasites and predators to control native pests, Can. Entomologist, **95**, 785—792.
Pimentel D. (1968). Population regulation and genetic feedback, Science, **159**, 1432—1437.
Pimentel D., 1971. Ecological Effects of Pesticides on Non-Target Species, Washington D. C., U. S. Off. Sci. Tech.
Pimentel D., Hurd L. E., Bellotti A. C., Forster M. J., Oka I. N., Sholes O. D., Whitman R J. (1973). Food production and the energy crisis, Science, **182**, 443—449.
Poinar G. O., Jr., 1971. Use of nematodes for microbial control of insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 181—203.
Poinar G. O., Jr. (1972). Nematodes as facultative parasites of insects, Ann. Rev. Entomol., **17**, 103—122.
Poinar G. O., Jr., 1975. Entomogenous Nematodes, Leiden, E. J. Brill.

Poinar G. O., Jr., Hansen E. L., Yarwood E. A., Weiser J. (1972). Clarification of the status of the DD-136 strain of *Neoaplectana carpocapsae* Weiser, Nematologica, **18**, 288—290.

Poinar G. O., Jr., Thomas G. M. (1965). A new bacterium, *Achromobacter nematophilis* sp. nov. (Achromobacteriaceae: Eubacteriales) associated with a nematode, Intern. Bull. Bacteriol. Nomen. Taxonom., **15**, 249—252.

Polivka J. B. (1960). Effect of lime applications to soil on Japanese beetle larval populations, J. Econ. Entomol., **53**, 476—477.

Pollard E. (1968). Hedges. III. The effect of removal of the bottom flora of a hawthorne hedgerow on the Carabidae of the hedge bottom, J. Appl. Ecol., 5, 125—139.

Познанин Л. П. О возможностях использования мелких птиц в борьбе с вредными насекомыми. — В кн.: Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми./Под ред. Л. П. Познанина. — Труды совещаний 25—28 ноября 1953 г. и 21—23 декабря 1954 г. — М.: Изд-во МСХ СССР, 1956.

Pramer D , Al-Rabiai S. (1973). Regulation of insect populations by protozoa and nematodes, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 85—92.

President's Science Advisory Committee: Restoring the Quality of Our Environment. Report of the Environmental Pollution Panel, Washington D. C., The White House Government Printing Off., 1965.

Prokopy R. J. (1975). Oviposition-deterring fruit marking pheromone in *Rhagoletis fausta*, Environ. Entomol., **4**, 298—300.

Proshold F. I., LaChance L. E. (1974). Analysis of sterility in hybrids from interspecific crosses between *Heliothis virescens* and *H. subflexa*, Ann. Entomol. Soc. Am., **67**, 445—449.

Proverbs M. D. (1962). Progress on the use of induced sexual sterility for the control of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Olethreutidae), Proc. Entomol. Soc. Ontario, **92**, 5—11.

Proverbs M. D. (1969). Induced sterilization and control of insects, Ann Rev. Entomol., **14**, 81—102.

Proverbs M. D., 1971. Orchard assessment of radiation-sterilized moths for control of *Laspeyresia pomonella* (L.) in British Columbia. In: Applications of Induced Sterility for Control of Lepidopterous Populations, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 117—133.

Proverbs M. D., 1974. Codling moth control by the sterility principle in British Columbia: Estimated cost and some biological observations related to cost. In: The Sterile-Insect Technique and Its Field Applications, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 81—88.

Proverbs M. D., Newton J. R. (1962). Some effects of gamma radiation on the reproductive potential of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Olethreutidae), Can. Entomologist, **94**, 1162—1170.

Proverbs M. D., Newton J. R., Logan D. M. (1966). Orchard assesment of the sterile male technique for control of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Olethreutidae), Can. Entomologist, **98**, 90—95.

Proverbs M. D., Newton J. R., Logan D. M. (1969). Codling moth control by release of radiation-sterilized moths in a commercial apple orchard, J. Entomol., **62**, 1331—1334.

Proverbs M. D., Newton J. R., Logan D. M., Brinton F. E. (1975). Codling moth control by release of radiation-sterilized moths in a pome fruit orchard and observations of other pests, J. Econ. Entomol., **68**, 555—560

Provost M. W. (1974). Salt marsh management in Florida, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **5**, 5—17.

Quednau F. W. (1970). Competition and cooperation between *Chrysocharis laricinellae* and *Agathis pumila* on larch casebearer in Quebec, Can Entomologist, **102**, 602.—612.

Quereshi A. H., Bay E. C. (1969). Some observations on *Hydra americana* Hymen

as a predator of *Culex peus* Speiser mosquito larvae, Mosq. News, **29**, 465—471.
Rabb R. L., Bradley J. R. (1970). Marking host eggs by *Telonomus sphingis*, Ann. Entomol. Soc. Am., **63**, 1053—1056.
Rabb R. L., Stinner R. E., Carlson G. A., 1974. Ecological principles as a basis for pest management in the agroecosystem. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F. G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 19—45.
Rai K. S., Grover K. K., Suguna S. G. (1973). Genetic manipulation of *Aedes aegypti*: Incorporation and maintenance of a genetic marker and a chromosomal translocation in natural populations, Bull. World Health Org., **48**, 49—56.
Rai K. S., McDonald P. T., 1971. Chromosomal translocations and control of *Aedes aegypti*. In: Sterility Principle for Insect Control or Eradication, Vienna, Intern. Atomic. Energy Agency pp. 437—452.
Rainwater C. F. (1970). Prospects for the eradication of the boll weevil, J. Wash. Acad. Sci., **60**, 48—53.
Rao V. P. (1971). Biological control of pests in Fiji, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Misc. Pub., **2**.
Rao V. P., Ghani M. A., Sankaran T., Mathur K. C. (1971). A review of the biological control of insects and other pests in South-East Asia and the Pacific Region, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **6**.
Ratzeburg J. T. C., 1844. Die Ichneumonen der Forstinsekten, Berlin.
Réaumur R. A. F. de, 1734—1742. Mémoires pour servir a l'histoire des insects, Paris, Imprimerie Royale.
Reeks W. A. (1938). Native insect parasites and predators attacking *Diprion polytomum* (Htg.) in Canada, Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario, **69**, 25 — 28.
Reeks W. A. (1953). The establishment of introduced parasites of the European spruce sawfly, *Diprion hercyniae* (Htg.) (Hymenoptera: Diprionidae) in the Maritime Provinces, Can. J. Agr. Sci., **33**, 405—428.
Reeks W. A., Barter G. W. (1951). Growth reduction and mortality of spruce caused by the European spruce sawfly, *Gilpinia hercyniae* (Htg.) (Hymenoptera: Diprionidae), Forestry Chron., **27**, 140—156.
Rees N. E. (1973). Arthropod and nematode parasites, parasitoids, and predators of Acrididae in America north of Mexico, U.S. Dep. Agr. Tech. Bull., **1460**.
Remington C. L. (1968). The population genetics of insect introduction, Ann. Rev. Entomol., **13**, 415—426.
Retnakaran A., Jobin L., Buckner C. H. (1974). Experimental aerial application of a juvenile hormone analog against the eastern hemlock looper *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.) in Anticosti Island in July 1973, Can. Forestry Serv. Inform. Rep., IP-X-6.
Řežábová B., Hora J., Landa V., Černý V., Šorm F. (1968). Sterilizing effect of some 6-ketosteroids on housefly (*Musca domestica* L.), Steroids, **11**, 475—496.
Rhode R. H., Lopez D. F., Eguisa F., Telich C. J. (1961). Effect of gamma radiation on the reproductive potential of the Mexican fruit fly, J. Econ. Entomol., **54**, 202—203.
Rhodes R. A. (1965). Symposium on microbial insecticides. II. Milky disease of the Japanese beetle, Bacteriol. Rev., **29**, 373—381.
Rhodes R. A., Sharpe E. S., Hall H. H., Jackson R. W. (1966). Characteristics of the vegetative growth of *Bacillus popilliae*. Appl. Microbiol., **14**, 189—195.
Richerson J. V., Cameron E. A. (1974). Differences in pheromone release and sexual behavior between laboratory-reared and wild gypsy moth adults, Environ. Entomol., **3**, 475—481.

Riedl H., Croft B. A. (1974). A study of pheromone catches in relation to codling moth damage, Can. Entomologist, **106**, 525—537.
Riley C. V. (1893). Parasitic and predaceous insects in applied entomology, Insect Life, **6**, 130—141.
Riordan D. F. (1964). High-intensity flash discharge as a source of radiant energy for sterilizing insects, Nature, **204**, 1332.
Riordan D. F. (1966) Effects of high-intensity light flashes on mortality and reproduction of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae), Can. J. Zool., **44**, 895—902.
Ripper W. E. (1944). Biological control as a supplement to chemical control of insect pests, Nature, **153**, 448—452.
Ripper W. E. (1956). Effect of pesticides on balance of arthropod populations, Ann. Rev. Entomol., **1**, 403—438.
Ripper W. E., George L., 1965. Cotton Pests of the Sudan, Oxford, Blackwell Sci.
Rivnay E. (1968). Biological control of pests in Israel, Israel J. Entomol., **3**, 1—156.
Robbins W. E., Kaplanis J. N., Svoboda J. A., Thompson M. J. (1971). Steroid metabolism in insects, Ann. Rev. Entomol., **16**, 53—72.
Robbins W. E., Kaplanis J. N., Thompson M. J., Shortino T. J., Joyner S. C. (1970). Ecdysones and synthetic analogs: Molting hormone activity and inhibitive effects on insect growth, metamorphosis, and reproduction, Steroids, **16**, 105—125.
Roberts D. W., 1968. Entomogenous fungi as microbial control agents: Some areas for research emphasis. In: Proceedings of the Joint United States-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests, Fukuoka, U. S.-Japan Comm. Sci. Coop., pp. 129—134.
Roberts D. W. (1973). Means for insect regulation: fungi, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 76—84.
Roberts D. W., Yendol W. G., 1971. Use of fungi for microbial control of insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 125—149.
Robertson J. G. (1957). Changes in resistance to DDT in *Macrocentrus ancylivorus* Rohw. (Hymenoptera: Braconidae), Can. J. Zool., **35**, 629—633.
Rodriguez J. L., Riehl L. A. (1962). Control of flies in manure of chickens and rabbits by cockerels in southern California, J. Econ. Entomol., **55**, 473—477.
Roelofs W. L., Comeau A. (1968). Sex pheromone perception, Nature, **220**, 600—601.
Roelofs W. L., Comeau A. (1971). Sex pheromone perception: Synergists and inhibitors for the redbanded leaf roller attractant, J. Insect Physiol., **17**, 435—448.
Röller H., Dahm K. H., Sweeney C. C., Trost B. M. (1967). Die Struktur des Juvenilhormons, Angew. Chem., **79**, 190—191.
Rosen D. (1967). Biological and integrated control of citrus pests in Istrael, J. Econ. Entomol., **60**, 1422—1427.
Rosen D., DeBach P. (1973). Systematics, morphology, and biological control, Entomophaga, **18**, 215—222.
Royama T., 1971. A comparative study of models for predation and parasitism, Res. Popul. Ecol. (Suppl. **1**).
Rozeboom L. E. (1971). Relative densities of freely breeding populations of *Aedes* (*S.*) *polynesiensis* Marks and (*A.* (*S.*) *albopictus Skuse*; A large cage experiment, Am. J. Trop. Med. Hyg., **20**, 356—362.
Rudd R. L., 1964. Pesticides and the Living Landscape, Madison, Univ. Wisc.
Rühm W. (1956). Die Nematoden der Ipiden, Parasitol. Schriftenreihe, **6**.
Russell L. M. (1963). Host and distribution of five species of *Trialeurodes* (Homoptera: Aleyrodidae), Ann. Entomol. Soc. Am., **56**, 149—153.

Ryan R. B., Bousfield W. E., Denton R. E., Johnsey R. L., Pettinger L. F., Schmitz R. F. (1975). Additional releases of larch casebearer parasites for biological control in the western United States, U.S. Dep. Agr., Forest Serv. Res. Note PNW, **242**.

Sabrosky C. W. (1955). The interrelations of biological control and taxonomy, J. Econ. Entomol., **48**, 710—714.

Sailer R. I. (1971). Invertebrate predators. In: Toward Integrated Control (Proceedings of the third annual Northeastern Forest Insect Work Conference), U.S. Dep. Agr. Forest Serv. Res. Paper NE1, **94**, 32—44.

Sailer R. I. (1972). A look at USDA's biological control of insect pests: 1888 to present, Agr. Sci. Rev., **10** (4), 15—27.

Sandler L., Novitski E. (1957). Meiotic drive as an evolutionary force, Am. Naturalist, **91**, 105—110.

Saunders W. (1878). The annual address of the President of the Entomological Society of Ontario, Can. Entomol., **10**, 181—190.

Saunders W. (1882). Address of the President to the annual meeting of the Entomological Society of Ontario, Can. Entomol., **14**, 142—150.

Schaeffer C. H., Wilder W. H. (1973). Insect developmental inhibitors. 2. Effects on target mosquito species, J. Econ. Entomol., **66**, 913—916.

Schlinger E. I., Doutt R. L., 1964. Systematics, in relation to biological control. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinold, pp. 247—280.

Schmialek P. (1961). Die Identifizierung zweier in Tenebriokot und in Hefe vorkommender Substanzen mit Juvenilhormonwirkung, Z. Naturforsch., **16** B, 461—464.

Schmid J. M., Beckwith R. C. (1972). The spruce beetle, U.S. Dep. Agr. Forest Pest Leafl., **127**.

Schmiege D. C. (1963). The feasibility of using a neoaplectanid nematode for control of some forest insect pests, J. Econ. Entomol., **56**, 427—431.

Schmiege D. C. (1964). A note on the taxonomy of an undescribed insect parasitic nematode in the genus *Neoaplectana*, Parasitology, **54**, 233—236.

Schmutterer H., 1969. Pests of Crops in Northeast and Central Africa, Stuttgart-Portland, Gustav Fischer.

Schneiderman H. A., Gilbert L. I. (1958). Substances with juvenile hormone activity in Crustacea and other invertebrates, Biol. Bull., **115**, 530—535.

Schneiderman H. A., Gilbert L. I., Weinstein M. J. (1960). Juvenile hormone activity in microorganisms and plants, Nature, **188**, 1041—1042.

Schwalbe C. P., Cameron E. A. Hall D. J., Richerson J. V., Beroza M., Stevens L. J. (1974). Field tests of microencapsulated disparlure for suppression of mating among wild and laboratory-reared gypsy moths, Environ. Entomol., **3**, 589—592.

Schwerdtfeger F. (1955). Pathogenese der Borkenkäfer-Epidemie 1946—1950 in Nordwestdeutschland, Schriftenreihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen, **13/14**.

Scopes N. E. A. (1969a). The economics of mass rearing *Encarsia formosa*, a parasite of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum*, for use in commercial horticulture, Plant Pathol., **18**, 130—132.

Scopes N. E. A. (1969b). The potential of *Chrysopa carnea* as a biological control agent of *Myzus persicae* on glasshouse chrysanthemums, Ann. Appl. Biol., **64**, 433—439.

Scopes N. E. A., Biggerstaff S. M. (1971). The production, handling and distribution of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and its parasite *Encarsia formosa* for use in biological control programmes in glasshouses, Plant. Pathol., **20**, 111—116.

Scopes N. E. A., Biggerstaff S. M., Goodall D. E. (1973). Cool storage of some parasites used for pest control in glasshouses, Plant Pathol., **22**, 189—193.

Scott W. P., Lloyd E. P., Bryson J. O., Davich T B. (1974). Trap plots for sup-

pression of low density overwintered populations of boll weevils, J. Econ. Entomol., **67**, 281—283.

Šebesta K., Horská K. (1968). Inhibition of DNA-dependent RNA polymerase by the exotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *gelechiae*, Biochim. Biophys. Acta, **169**, 281—282.

Šebesta K., Horská K., Vaňková J. (1969a). Isolation and properties of the insecticidal exotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *gelechiae* Auct., Collection Czech. Chem. Commun., **34**, 891—900.

Šebesta K., Horská K., Vaňková J. (1969b). Inhibition of de novo RNA synthesis by the insecticidal exotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *gelechiae*, Collection Czech. Chem. Commun., **34**, 1786—1791.

Sellers W. F. (1953). A critique on the time factor in biological control, Bull. Entomol. Res., **44**, 273—289.

Серебровский А. С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми. — Зоол. журн., 1940, вып. 4, № 19, с. 618—630.

Shanahan G. J. (1961) Genetics of dieldrin resistance in *Lucilia cuprina*, Genet. Agric., **14**, 307—321.

Sharpe E. S. (1966). Propagation of *Bacillus popilliae* in laboratory fermentors, Biotechnol. Bioeng., 8, 247—258.

Shaver T. N., 1974. Biochemical basis of resistance of plants to insects; antibiotic factors other than phytohormones. In: Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, Maxwell F.G., Harris F. A. (eds.), Jackson, Univ. Mississippi, pp. 485—493.

Shaw G. G., Little C. H. A., 1972. Effect of high urea fertilization of balsam fir trees on spruce budworm development. In: Insect and Mite Nutrition, Rodriguez J. G. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 589—597.

Shepard M (ed.), 1973. Insect Pest Management: Readings, New York, MSS Information.

Shorey H. H., Gaston L. K., Saario C. A. (1967). Sex pheromones of noctuid moths. XIV. Feasibility of behavioral control by disrupting pheromone communication in cabbage loopers, J. Econ. Entomol., **60**, 1541—1545.

Shorey H. H., Kaae R. S., Gaston L. K. (1974). Sex pheromones of Lepidoptera. Development of a method for pheromonal control of *Pectinophora gossypiella* in cotton, J. Econ. Entomol., **67**, 347—350.

Shorey H. H., Kaae R. S., Gaston L. K., McLaughlin J. R. (1972). Sex pheromones of Lepidoptera. XXX. Disruption of sex pheromone communication in *Trichoplusia ni* as a possible means of mating control, Environ. Entomol., **1**, 641—645.

Silvestri F. (1909). A survey of the actual state of agricultural entomology in the United States of North America (transl. from Italian by Rosenstein J.), Hawaiian Forestry Agr., **6**, 287—336.

Simmonds F. J. (1944). The propagation of insect parasites on unnatural hosts, Bull. Entomol. Res., **35**, 219—226.

Simmonds F. J. (1947). Improvement of the sex-ratio of a parasite by selection, Can. Entomologist, **79**, 41—44.

Simmonds F. J. (1963). Genetics and biological control, Can. Entomologist, 95, 561—567.

Simmonds F. J., 1966. Insect parasites and predators. In: Insect Colonization and Mass Production, Smith C. N. (ed.), New York-London, Academic Press, pp. 489—499.

Singh P. (1974). Artificial diets for insects; a compilation of references with abstracts (1970—72), New Zealand Dep. Sci. Ind. Res., Bull., **214**.

Singh S. R., Painter R. H. (1965). Reaction of four biotypes of corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), to differences in host plant nutrition, Proc. 12th Intern. Congr. Entomol. (London, 1964). 543.

Sjogren R. D. (1972). Minimum oxygen threshold of *Gambusia affinis* (Baird

and Girard) and *Poecilia reticulata* Peters, Proc. Calif. Mosq. Contr. Assoc., **40**, 124—126.

Sláma K. (1969). Plants as a source of materials with insect hormone activity, Entomol. Exp. Appl., **12**, 721—728.

Sláma K. (1971). Insect juvenile hormone analogues, Ann. Rev. Biochem. **40**, 1079—1102.

Sláma K., Romaňuk M., Šorm F., 1974. Insect Hormones and Bioanalogues, New York-Wien, Springer.

Sláma K., Williams C. M. (1966). Juvenile hormone. V. The sensitivity of the bug, *Pyrrhocoris apterus*, to a hormonally active factor in American paper-pulp, Biol. Bull., **130**, 235—246.

Sloan N. F., Coppel H. C. (1968). Ecological implications of bird predators on the larch casebearer in Wisconsin, J. Econ. Entomol., **61**, 1067—1070.

Sloan W. J. S. (1938). Cotton jassids or leafhoppers, Queensland Agric. J., **50**, 450—455.

Smirnoff W. A. (1961). A virus disease of *Neodiprion swainei* Middleton, J. Insect Pathol., **3**, 29—46.

Smirnoff W. A. (1963a). Tests of *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* Berliner and. *B. cereus* Frankland and Frankland on larvae of *Choristoneura fumiferana* (Clemens), Can. Entomologist, **95**, 127—133.

Smirnoff W. A. (1963b). Adaptation of a nuclear-polyhedrosis virus of *Trichiocampus viminalis* (Fallén) to larvae of *Trichiocampus irregularis* (Dyar), J. Insect Pathol., 5, 104—110.

Smirnoff W. A. (1964). Preparation and application of viral material, in biological control of the jack pine sawfly, Forestry Chron., **40**, 187—194.

Smirnoff W. A. (1965). Comparative tests of various species of *Bacillus* of the «*cereus* group» on larvae of *Choristoneura fumiferana* (Clemens), J. Invert. Pathol., **7**, 266—269.

Smirnoff W. A. (1968). Adaptation of the microsporidian *Thelohania pristiphorae* to the tent caterpillars *Malacosoma disstria* and *Malacosoma americanum*, J. Invert. Pathol., **11**, 321—325.

Smirnoff W. A. (1971). Effect of chitinase on the action of *Bacillus thuringiensis*, Can. Entomologist, **103**, 1829—1831.

Smirnoff W. A. (1973). Biochemical exploration in insect pathology, Current Topics Comp. Pathobiol., **2**, 89—106.

Smirnoff W. A. (1974). The forest must remain green, Environ. Can., Milieu, 8.

Smirnoff W. A., Fettes J. J., Desaulniers R. (1973a). Aerial spraying of a *Bacillus thuringiensis*-chitinase formulation for control of the spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae), Can. Entomologist, **105**, 1535—1544.

Smirnoff W. A., Randall A. P., Martineau R., Haliburton W., Juneau A. (1973b). Field test of the effectiveness of chitinase additive to *Bacillus thuringiensis* Berliner against *Choristoneura fumiferana* (Clem.), Can. J. Forestry Res., **3**, 228—236.

Smirnoff W. A., Valéro J. (1975). Effects à moyen terme de la fertilisation par urée ou par potassium sur *Pinus banksiana* L. et le comportement des ses insectes dévastateurs: tel que *Neodiprion swainei* (Hymenoptera, Tenthredinidae) et *Toumeyella numismaticum* (Homoptera, Coccidae), Can. J. Forestry Res., 5, 236—244.

Smit B., 1964. Insects in Southern Africa: How to Control Them, Cape Town, Oxford Univ.

Smith A. E., Secoy D. M. (1975). Forerunners of pesticides in classical Greece and Rome, J. Agr. Food Chem., **23**, 1050—1055.

Smith A. L., Skipper C. C. (1952). Screw-worm surveys in the southeastern states 1944—1951, Florida Entomologist, **35**, 10—13.

mith C. N. (ed.), 1966. Insect Colonization and Mass Production, New York-London, Academic Press.

Smith H. S. (1919). On some phases of insect control by the biological method, J. Econ. Entomol., **12**, 288—292.
Smith H. S. (1929). Multiple parasitism: its relation to the biological control of insect pests, Bull. Entomol. Res., **20**, 141—149.
Smith H. S. (1935). The rôle of biotic factors in the determination of population densities, J. Econ. Entomol., **28**, 873—898.
Smith H. S. (1939). Insect populations in relation to biological control, Ecol. Monogr., **9**, 311—320.
Smith H. S., Armitage H. M. (1931). The biological control of mealybugs attacking citrus, Calif. Agr. Exp. Sta. Bull., **509**.
Smith I. M. (1957). Effects of the food plant of California red scale, *Aonldiella aurantii* (Mask.) on reproduction of its hymenopterous parasites, Can. Entomologist, **89**, 219—230.
Smith K. M., 1967. Insect Virology, New York-London, Academic Press.
Smith K. M., 1973. Insect viruses. In: Viruses and Invertebrates, Gibbs A. J. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 14—25.
Smith R. F. (1962). Principles of integrated pest control, Proc. No. Cent. Br. Entomol. Soc. Am., **17**, 71—77.
Smith R. F. (1969). Integrated control of insects — a challenge for scientists, Agr. Sci. Rev., **7**(1), 1—5.
Smith R. F. (1972). Economic aspects of pest control, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal. Contr. Habitat Managem., **3**, 53—83.
Smith R. F. (1973). Considerations on the safety of certain biological agents for arthropod control, Bull. World Health Organ., **48**, 685—698.
Smith R. F., Allen W. W. (1954). Insect control and the balance of nature, Sci. Am., **190**(6), 38—42.
Smith R. F., van den Bosch R., 1967. Integrated control. In: Pest Control; Biological Physical, and Selected Chemical Methods, Kilgore W. W., Doutt R. L (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 295—340.
Smith R. F., Hagen K. S. (1959). Integrated control programs in the future of biological control, J. Econ. Entomol., **52**, 1106—1108.
Smith R. H., von Borstel R. C. (1972). Genetic control of insect populations, Science, **178**, 1164—1174.
Snelling R. O. (1941). Resistance of plants to insect attack, Botan. Rev., **7**, 543—586.
Snow J. W., Young J. R., Lewis W. J., Jones R. L. (1972). Sterilization of adult fall armyworms by gamma irradiation and its effect on competitiveness, J. Econ. Entomol., **65**, 1431—1433.
Sohi G. S., 1964. Pests of cotton. In: Entomology in India, 1938—1963, New Delhi, Entomol. Soc. India, pp. 111—148.
Solomon M. E. (1949). The natural control of animal populations, J. Animal, Ecol., **18**, 1—35.
Solomon M. E. (1957). Dynamics of insect populations, Ann. Rew. Entomol., **2**, 121—142.
Somerville H. J. (1973). Microbial toxins, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 93—108.
Sorenson E. L., Harvey T. L., Hackerott H. L. (1969). New alfalfa unappetizing to pea aphid, Crops Soils, **22**(1), 22.
Southwood T. R. E. (ed.), 1968. Insect Abundance, Symp. Roy. Entomol. Soc. London 4, Oxford-Edinburgh, Blackwell Sci.
Southwood T. R. E., Way M. J., 1970. Ecological background to pest management. In: Concepts of Pest Management, Rabb R. L., Guthrie F. E. (eds.), Raleigh North Carolina St. Univ., pp. 6—29.
Speers C. F., Rauschenberger J. L. (1967 rev. 1971). Pales weevil, U.S. Dep. Agr. Forest Pest Leafl., **104**.
Spencer E. Y (1968). Comparative amino acid composition of the parasporal inclusions of five entomogenous bacteria, J. Invert. Pathol., **10**, 444—445.

Spencer H., Brown L., Phillips A. M. (1935). New equipment for obtaining host material for mass production of *Trichogramma minutum*, an egg parasite of various insect pests, U.S. Dep. Agr. Circ., **376**.

Speyer E. R. (1927). An important parasite of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*, Westwood), Bull. Entomol. Res., **17**, 301—308.

Splittstoesser C. M., McEwen F. L. (1961). A bioassay technique for determing the insecticidal activity of preparations containing *Bacillus thuringiensis* Berliner, J. Insect Pathol., **3**, 391—398.

Sprague G. F., Dahms R. G., (1972). Development of crop resistance to insects, J. Environ. Qual., **1**, 28—34.

Sreenivasam D. D., Benjamin D. M., Walgenbach D. D. (1972). The bionomics of the pine tussock moth, Univ. Wisconsin, Coll. Agr. Life Sci. Res. Bull., **282**.

Staal G. B. (1975). Insect growth regulators with juvenile hormone activity, Ann. Rev. Entomol., **20**, 417—460.

Stairs G. R., 1971. Use of viruses for microbial control of insects. In: Microbial Control of Insects and Mites, Burges H. D., Hussey N. W. (eds.), London-New York, Academic Press, pp. 97—124.

Stairs G. R. (1972). Pathogenic microorganisms in the regulation of forest insect populations, Ann. Rev. Entomol., **17**, 355—372.

Stairs G. R. (1973). Means for regulation: viruses, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 58—64.

Stairs G. R., Ellis B. J. (1971). Electron microscofe and microfilter studies on infectious nuclear polyhedrosis virus in *Galleria mellonella* larvae, J. Invert. Pathol., **17**, 350—353.

Stark R. W. (1971). Integrated control, pest management, or protective population management? In: Toward Integrated Control. Proc. Third Annu. NE Forest Insect Work Conf. U.S. Dep. Agr. Forest Serv. Res. Paper, NE-**194**, 111—129.

Stark R. W. (1973). Systems analysis of insect populations, Ann. N. Y. Acad. Sci., **217**, 50—57.

Starks K. J., Muniappan R., Eikenbary R. D. (1972). Interaction between plant resistance and parasitism against the greenbug on barley and sorghum, Ann. Entomol. Soc. Am., **65**, 650—655.

Stehr F. W. (1973). Assessing the potential of the biological control component of a pest management system, with a brief review of the philosophy involved, Proc. No. Cent. Br. Entomol. Soc. Am., **27**, 47—53.

Steiner H. M. (1938). Effects of orchard practices on natural enemies of the white apple leafhopper, J. Econ. Entomol., **31**, 232—240.

Steiner L. F., Harris E. J., Mitchell W. C., Fujimoto M. S., Christenson L. D. (1965). Melon fly eradication by overflooding with sterile flies, J. Econ. Entomol., **58**, 519—522.

Steiner L. F., Hart W. G., Harris E. J., Cunningham R. T., Ohinata K., Kamakahi D. C. (1970). Eradication of the oriental fruit fly from the Mariana Islands by the methods of male annihilation and sterile insect release, J. Econ. Entomol., **63**, 131—135.

Steiner L. F., Rohwer G. G., Ayers E. L., Christenson L. D. (1961). The role of attractans in the recent Mediterranean fruit fly eradication programm in Florida, J. Econ. Entomol., **54**, 30—35.

Steinhaus E. A., 1946. Insect Microbiology, Ithaca, Comstock. [Имеется перевод: Штейнхауз Э. Микробиология насекомых. — М.: ИЛ, 1950.]

Steinhays E. A., 1949. Principles of Insect Pathology, New York, McGraw-Hill. [Имеется перевод: Штейнхауз Э. Патология насекомых. — М.: ИЛ, 1952.]

Steinhaus E. A. (1956). Microbial control — The emergence of an idea, Hilgardia, **26**, 107—160.

Steinhaus E. A. (ed.), 1963, Insect Pathology: An Advanced Treatise, New York-London, Academic Press, Vol. I and II.
Steinhaus E. A., 1964. Microbial diseases of insects. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds, DeBach P. (ed.), New York, Reinhold, pp. 515—547.
Steinhaus E. A., 1975. Disease in a Minor Chord, Columbus, Ohio St. Univ.
Steinhaus E. A., *Martignoni M. E.*, 1967. An Abridged Glossary of Terms Used in Invertebrate Pathology, U. S. Dep. Agric., Forest Serv., PNW Forest Range Exp. Sta., Corvallis, Oregon.
Steinkraus K. H. (1957a). Studies on the milky disease organisms. I. Parasitic growth and sporulation of *Bacillus popilliae*, J. Bacteriol., **74**, 621—624.
Steinkraus K. H. (1957b). Studies on the milky organisms. II. Saprophytic growth of *Bacillus popilliae*, J. Bacteriol., **74**, 625—632.
Steinkraus K. H., *Provvidenti M. L.* (1958). Studies of the milky disease organisms. III. Variability among strains of *Bacillus popilliae* sporulating on artificial media, J. Bacteriol., **75**, 38—42.
Steinkraus K. H., *Tashiro H.* (1955). Production of milky-disease spores (*Bacillus popilliae* Dutky and *Bacillus lentimorbus* Dutky) on artificial media, Science, **121**, 873—874.
Stern V. M. (1969). Interplanting alfalfa in cotton to control lygus bugs and other insect pests, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **1**, 55—69.
Stern V. M., *Smith R. F.*, *van den Bosch R.*, *Hagen K. S.* (1959). The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. I. The integrated control concept, Hilgardia, **29**, 81—101.
Stevens L. J., *Beroza M.* (1972). Mating-inhibition field tests using disparlure, the synthetic gypsy moth sex pheromone, J. Econ. Entomol., **65**, 1090—1095.
Stewart R. E., *Aldrich J. W.* (1951). Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir forest community, Auk., **68**, 471—482.
Still G. W. (1962). Cultural control of the grape berry moth. U. S. Dep. Agr. Inform. Bull., **256**.
Stimmann M. W. (1971). Inherited sterility among progeny of male cabbage loopers treated with tepa, J. Econ. Entomol., **64**, 784—787.
St. Julian G., *Bulla L. A., Jr.*, *Sharpe E. S.*, *Adams G. L.* (1973). Bacteria, spirochetes, and rickettsia as insecticides, Ann. N. Y. Acad.Sci., **217**, 65—75.
Stoffolano J. G., Jr. (1973). Host specificity of entomophilic nematodes — A review, Exp. Parasitol., **33**, 263—284.
Stone A., *Sabrosky C. W.*, *Wirth W. W.*, *Foote R. H.*, *Coulson J. R.* (1965). A catalog of the Diptera of America north of Mexico, U. S. Dep. Agr., Agr. Handb., **276**.
Strayer J. (1972). The pest management concept: the extension entomologist's view, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **3**, 21—22.
Strobel G. A. (1975). A mechanism of disease resistance in plants, Sci. Am., **232**(1), 80—88.
Sullivan S. L., *Gracen V. E.*, *Ortega A.* (1974). Resistance of exotic maize varieties to European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner), Environ. Entomol., **3**, 718—720.
Sutter G. R., *Raun E. S.* (1967). Histopathology of European-Corn-Borer larvae treated with *Bacillus thuringiensis*, J. Invert. Pathol., **9**, 90—103.
Suzuki D. T. (1970). Temperature-sensitive mutations in *Drosophila melanogaster*, Science, **170**, 695—706.
Swan L. A. 1964. Beneficial Insects, New York-Evanston-London, Harper and Row.
Sweetman H. L., 1936. The Biological Control of Insects, Ithaca, Comstock.

Sweetman H. L., 1958. The Principles of Biological Control, Dubuque, Wm. C. Brown. (Имеется перевод: Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. —М.: Колос, 1964.)
Swift J. E. (ed.), 1971. Agricultural Chemicals — Harmony or Discord for Food, People, and the Environment, Berkeley, Univ. Calif.
Syme P. D. (1966). The effect of wild carrot on a common parasite of the European pine shoot moth, Bi-monthly Res. Notes, Can. Dep. For., **22**(4), 3.
Syme P. D. (1975). The effects of flowers on the longewity and fecundity of two native parasites of the European pine shoot moth in Ontario, Environ. Entomol., **4**, 337—346.
Tai'A., *Matsumura F.*, *Coppel H. C.* (1971). Synthetic analogues of the termite trail-following pheromone, structure and biological activity, J. Insect Physiol., **17**, 181—188.
Tamaki G., *McGuire J. U.*, *Turner J. E.* (1974). Predator power and efficacy: a model to evaluate their impact, Environ. Entomol., **3**, 625—630.
Taschenberg E. F., *Cardé R. T.*, *Roelofs W. L.* (1974). Sex pheromone mass trapping and mating disruption for control of redbanded leafroller and grape berry moths in vineyards, Environ. Entomol., **3**, 239—242.
Tauber M. J., *Helgeson R. G.* (1974). Biological control of whiteflies in greenhouse crops., N. Y. Food Life Sci., **7**, 13—16.
Tauber M. J., *Tauber C. A.* (1974). Dietary influence on reproduction in both sexes of five predacious species (Neuroptera), Can. Entomol., **106**, 921—925.
Tauber M. J., *Tauber C. A.* (1975). Criteria for selecting *Chrysopa carnea* biotypes for biological control: adult dietary requirements, Can. Entomologist, **107**, 589—595.
Taylor T. H. C. (1935). The campaign against *Aspidiotus destructor* Sign., in Fiji. Bull. Entomol. Res., **26**, 1—102.
Taylor T. H. C., 1937. The Biological Control of an Insect in Fiji. An Account of the Coconut Leaf-Mining Beetle and Its Parasite Complex, London, Imperial Inst. Entomol.
Taylor T. H. C. (1955). Biological control of insect pests, Ann. Appl. Biol., **42**, 190—196.
Tette J. P. (1972). Pheromones: prospects for control, Proc. 14th Intern. Congr. Entomol. (Canberra, 1972), 44.
Tette J. P., 1974. Pheromones in insect population management, In: Pheromones, Birch M. C. (ed.), Amsterdam-London, North-Holland, pp. 399—410.
Thatcher T. O., 1961. Forest Entomology, Minneapolis, Burgess.
Thompson S. N. (1975). Defined meridic and holidic diets and aseptic feeding procedures for artificially rearing the ectoparasitoid *Exeristes roborator* (Fabricius), Ann. Entomol. Soc. Am., **68**, 220—226.
Thompson W. R. (1922a). Biologie — théorie de l'action des parasites entomophages. Les formules mathématiques du parasitisme cyclique, Compt. Rend., **174**, 1201—1204.
Thompson W. R. (1922b). Entomologie — étude mathématique de l'action des parasites entomophages. Durée du cycle parasitaire et accroissement de la proportion d'hôtes parasites, Compt. Rend., **174**, 1433—1435.
Thompson W. R. (1922c). Parasitisme — Théorie de l'action des parasites entomophages. Accroissement de la proportion d'hôtes parasités dans le parasitisme cyclique, Compt. Rend., **175**, 65—68.
Thompson W. R. (1924). La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et la facteur du hasard, Ann. Fac. Sci. Marseille, **2**, 69—89.
Thompson W. R. (1929). On the relative value of parasites and predators in the biological control of insect pests, Bull. Entomol. Res., **19**, 343—350.
Thompson W. R. (1930). The utility of mathematical methods in relation to work on biological control, Ann. Appl. Biol., **17**, 641—648.
Thompson W. R. (1939). Biological control and the theories of the interactions of populations, Parasitology, **31**, 299—388.

Thompson W. R., 1943—1965. A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests (in 4 sections, 22 parts), Ottawa, Commonwealth Agric. Bur., Commonwealth Inst. Biol. Contr.
Thompson W. R. (1951a). The time factor in biological control, Can. Entomol. 83, 230—240.
Thompson W. R. (1951b). The specificity of host relations in predaceous insects, Can. Entomologist, 83, 262—269.
Thorpe W. H. (1933). Notes on the natural control of *Coleophora laricella*, the larch case-bearer, Bull. Entomol. Res., **24**, 271—291.
Timberlake P. H. (1927). Biological control of insect pests in the Hawaiian Islands, Proc. Hawaiian Entomol. Soc., **6**, 529—556.
Tinbergen L. (1960). The natural control of insects in pinewoods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds, Arch. Neerl. Zool., **13**, 265—336.
Tingle F. C., Mitchell R. C., Copeland W. W. (1975). The soldier fly, *Hermetia illucens*, in poultry houses in north central Florida, J. Georgia Entomol. Soc., **10**, 179—183.
Tothill J. D. (1958). Some reflections on causes of insect outbreaks, Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), 4, 525—531.
Tothill J. D., Taylor T. H. C., Paine R. W., 1930. The Coconut Moth in Fiji. A History of Its Control by Means of Parasites, London, Imperial Bur. Entomol.
Toumanoff C. (1953). Description de quelques souches entomophytes de *Bacillus cereus* Frank. and Frank. avec remarques sur leur action et cell d'autres bacilles sur le jaune d'oeuf, Ann. Inst. Pasteur, 85, 90—99.
Toumanoff C., LeCorroller Y. (1959). Contribution à l'étude de *Bacillus cereus* Frankland and Frankland cristallophores et pathogènes pour le larvae de Lepidopteres, Ann. Inst. Pasteuer, **96**, 680—688.
Townes H. (1972). Ichneumonidae as biological control agents, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **3**, 235—248.
Townes H., Townes M. (1960). Ichneumon flies of America north of Mexico; 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, Acaenitinae, U. S. Nat. Mus. Bull. **216**(2).
Townes H. K. (1944). A catalogue and reclassification of the Nearctic Ichneumonidae (Hymenoptera); Part 1. The subfamilies Ichneumoninae, Tryphoninae, Cryptinae, Phaeogeninae, and Lissonotinae, Mem. Am. Entomol. Soc., **11**, 71—77.
Trammel K., Roelofs W. L., Glass E. H. (1974). Sex-pheromone trapping of males for control of redbanded leafroller in apple orchards, J. Econ. Entomol. **67**, 159—164.
Tripp H. A. (1962). The biology of *Perilampus hyalinus* Say (Hymenoptera: Perilampidae), a primary parasite of *Neodiprion swainei* Midd. (Hymenoptera: Diprionidae) in Quebec, with descriptions of the egg and larval stages, Can. Entomologist, **94**, 1250—1270.
Turnbull A. L. (1967). Population dynamics of exotic insects, Bull. Entomol. Soc. Am., **13**, 333—337.
Turnbull A. L., Chant D. A. (1961). The practice and theory of biological control of insects in Canada, Can. J. Zool., **39**, 697—753.
Turner J. R. G., Williamson M. H. (1968). Population size, natural selection and the genetic load, Nature, **218**, 700.
Turnipseed S. G., Todd J. W., Campbell W. V. (1975). Field activity of selected foliar insecticides against geocorids, nabids and spiders on soybeans, J. Georgia Entomol. Soc., **10**, 272—277.
Turnock W. J., Muldrew J. A. (1971). *Pristiphora erichsonii* (Hartig), larch sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968. Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., 4, 175—194.

Ullyett G. C. (1947). Mortality factors in populations of *Plutella maculipennis* Curtis (Tineidae: Lep.), and their relation to the problem of control, Union South Africa Dep. Agric. Foresty, Entomol. Mem., **2**, 77—202.
Umphlett C. J. (1969). Infection levels of *Coelomomyces punctatus*, an aquatic fungus parasite, in a natural population of the common malaria mosquito, *Anopheles quadrimaculatus*, J. Invert. Pathol., **15**, 299—305.
United States Department of Agriculture (1974). Summary of insect conditions in the United States — 1973, Coop. Econ. Insect. Rep., **24**, 254.
United States Department of Agriculture (1975). Summary of insect conditions in the United States — 1974, Coop. Econ. Insect. Rep., **25**, 272—273.
Unterstenhofer G. (1970). Integrated pest control from the aspect of industrial research on crop protection chemicals, Pflanzenschutz-Nachrichten, **23**, 264—272.
Urquijo P. (1951). Aplicatión de la genética al aumento de la eficacia del *Trichogramma minutum* en la lucha biológica, Boll. Patol. Veg. Entomol. Agr., **18**, 1—12.
Usinger R. L. (1964). The role of Linnaeus in the advancement of entomology, Ann. Rev. Entomol., **9**, 1—16.
Uvarov B. P. (1931). Insects and climate, Trans. Entomol. Soc. London, **79**, 1—247.
Vanderzant E. S. (1974). Development, significance, and application of artificial diets for insects, Ann. Rev. Entomol., **19**, 139—160.
Varley G. C., *Gradwell G. R.*, 1968. Population models for the winter moth. In: Insect Abundance. Symp. Roy. Entomol. Soc. London 4. Southwood T. R. E. (ed.), Oxford-Edinburgh: Blackwell Sci., pp. 132—142.
Varley G. C., *Gradwell G. R.*, *Hassell M. P.*, 1974. Insect Population Ecology — An Analytical Approach, Berkeley-Los Angeles,Univ. Calif. [Имеется перевод: Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хасселл М. П., Экология популяций насекомых (аналитический подход). — М.: Колос, 1978.]
Vaughn J. L., 1974. Virus and rickettsial diseases. In: Insect Diseases, Cantwell G. E. (ed.), New York, Marcel Dekker, Vol. I, pp. 49—85.
Villee C. A., *Walker W. F.*, *Smith F. E.*, 1968. General Zoology, 3rd ed. Philadelphia-London-Toronto, W. B. Saunders.
Vité J. P. (1972). Silviculture and the management of bark beetle pests, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **3**, 155—168.
Volterra V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in speci animali conviventi, Mem. Acad. Lincei, **2**, 31—113.
Voûte A. D. (1964). Harmonious control of forest insects, Intern. Rev. Forestry Res., **1**, 325—383.
Wagoner D. E. (1968). Theoretical application of meiotic-drive factors to insect-population control (abstract), Proc. No. Cent. Br. Entomol. Soc. Am., **23**, 27.
Wagoner D. E., *Johnson O. A.* (1974). Strains of house flies producing only males, Ann. Entomol. Soc. Am., **67**, 553—554.
Wagoner D. E., *Nickel C. A.*, *Johnson O. A.* (1969). Chromosomal translocation heterozygotes in the house fly, J. Heredity, **60**, 301—304.
Walker D. W., *Quintana V.* (1968). Inherited partial sterility among survivors from irradiation-eradication experiment, J. Econ. Entomol., **61**, 318—319.
Walker W. F., *Svoboda J. A.* (1973). Suppression of Mexican bean beetle development by foliar applications of azasterols and reversal by cholesterol, Entomol. Exp. Appl., **16**, 422—426.
Walsh B. D. (1866). Imported insects; — the gooseberry sawfly, Practical Entomol., **1**, 117—125.
Walter E. V. (1928, rev. 1959). The sorghum midge with suggestions for control, U. S. Dep. Agr. Farmer's Bull., **1566**.
Warren G. L. (1971). Introduction of the masked shrew to improve control of

forest insects in Newfoundland, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 185—202.
Waterhouse D. F. (1974). The biological control of dung, Sci. Am., **230** (4), 100—109.
Watson T F., Barnes K. K., Slosser J. E., Fullerton D. G. (1974). Influence of plowdown dates and cultural practices on spring moth emergence of the pink bollworm, J. Econ. Entomol., **67**, 207—210.
Watt K. E. F. (1961). Mathematical models for use in insect pest control, Can. Entomologist, **93**, Suppl., 19.
Watt K E. F. (1965). Community stability and the strategy of biological control, Can. Entomol., **97**, 887—895.
Watt K. E. F. (ed.), 1966. Systems Analysis in Ecology, New York-London, Academic Press.
Watt K. E. F., 1968. Ecology and Resource Management — A Quantitative Approach, New York, McGraw-Hill. (Имеется перевод: Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. — М.: Мир, 1971.)
Way M. J. (1953). The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp., Bull. Entomol. Res., **44**, 669—691.
Way M. J. (1954). Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae), Bull. Entomol. Res., **45**, 113—134.
Way M. J. (1963). Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera, Ann. Rev. Entomol., **8**, 307—344.
Webb F. E., Quednau F. W. (1971). *Coleophora laricella* (Hubner), larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae). In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 131—136.
Webber R. T. (1932). *Sturmia inconspicua* Meigen, a tachinid parasite of the gipsy moth, J. Agr. Res., **45**, 193—208.
Weber N. A. (1938). The food of the giant toad, *Bufo marinis* (L.), in Trinidad and British Guiana with special reference to the ants, Ann. Entomol. Soc. Am., **31**, 499—503.
Webster J. M., Bronskill J. F. (1968). Use of Gelgard M and an evaporation retardant to facilitate control of larch sawfly by a nematode-bacterium complex, J. Econ. Entomol., **61**, 1370—1373.
Wehrhahn C. F., Klassen W. (1971). Genetic insect control methods involving the release of relatively few laboratory-reared insects, Can. Entomologist, **103**, 1387—1396.
Weidhaas D. E., 1973. Principles of the sterile male technique with emphasis on ecology. In: Computer Models and Application of the Sterile-Male Technique, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 17—22.
Weiser J. (1955). *Neoaplectana carpocapsae* n. sp. (Anguillata, Steinernematinae), nový cizopasnik housenek obaleče jablečného, *Carpocapsa pomonella* L., Věstnik Československ. Zool. Spol. **19**, 44—52.
Weiser J. (1957). Mikrosporidien des Schwammspinners und Goldafters, Z. Angew. Entomol., **40**, 509—521.
Weiser J., 1961. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. (Beihefte zur Angew. Entomol., 17), Berlin-Hamburg, Paul Parey.
Weiser J., 1963. Sporozoan infections. In: Insect Pathology: An Advanced Treatise Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, AP, Vol. II, pp. 291—334.
Weiser J., 1969. An Atlas of Insect Diseases, Shannon, Irish Univ.
Weiser J. (1970). Recent advances in insect pathology, Ann. Rev. Entomol. **15**, 245—256.
Weiser J., Uber J. (1957). Die Mikrosporidie *Thelohania hyphantriae* Weiser des weisen Bärenspinners und anderer Mitglieder seiner Biocönose, Z. Angew. Entomol., **40**, 55—70.

Weiss H. B., 1936. The Pioneer Century of American Entomology, New Brunswick, N. J., H. B. Weiss.
Welch H. E. (1962). Nematodes as agents for insect control, Proc. Entomol. Soc. Ontario, **92**, 11—19.
Welch H. E., 1963. Nematode infections. In: Insect Pathology: An Advanced Treatise, Steinhaus E. A. (ed.), New York-London, Academic Press, Vol. II, pp. 363—392.
Welch H. E. (1965). Entomophilic nematodes, Ann. Rev. Entomol., **10**, 275—302.
Welch H. E. (1971). Various target species: attempts with DD-136. In: Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1959—1968, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **4**, 62—66.
West T. F., Campbell G. A., 1952. DDT and Newer Persistent Insecticides, New York, Chemical Publ.
Whitcomb W. H. (1971). The tufted titmouse, *Parus bicolor*, as a predator of the pecan nut casebearer, *Acrobasis caryae*, Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr. Habitat Managem., **2**, 305—308.
White E. B., DeBach P., Garber M. J. (1970). Artificial selection for genetic adaptation to temperature extremes in *Aphytis lingnanensis* Compere (Hymenoptera: Aphelinidae), Hilgardia, **40**, 161—192.
White L. D., Hutt R. B., Butt B. A., Richardson G. V., Backus D. A. (1973). Sterilized codling moths: effect of releases in a 20-acre apple orchard and comparisons of infestation to trap catches, Environ. Entomol., **2**, 873—880.
White R. T. (1943). Effect of milky disease on *Tiphia* parasites of Japanese beetle larvae, J. N. Y. Entomol. Soc., **51**, 213—218.
White R. T., Dutky S. R. (1940). Effect of the introduction of milky diseases on populations of Japanese beetle larvae, J. Econ. Entomol., **33**, 306—309.
Whitten M. J., 1970. Genetics of pests in their management. In: Concepts of Pest Management, Rabb R. L., Guthrie F. E. (eds.), Raleigh, North Carolina St. Univ., pp. 119—137.
Whitten M. J., 1971a. Use of chromosome rearrangements for mosquito control. In: Sterility Principle for Insect Control or Eradication, Vienna, Intern. Atomic Energy Agency, pp. 399—413.
Whitten M. J. (1971b). Insect control by genetic manipulation of natural populations, Science, **171**, 682—684.
Whitten M. J., Foster G. G. (1975). Genetical methods of pest control, Ann. Rev. Entomol., **20**, 461—476.
Whitten M. J., Foster G. G., Kitching R. L. (1973). The incorporation of laboratory-reared genetic material into a field population of the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae), Can. Entomologist, **105**, 893—901.
Whitten R. R., Swingle R. U. (1958, rev. 1964). The Dutch elm disease and its control, U. S. Dep. Agr., Agr. Inform. Bull., **193**.
Whorton J., 1974. Before Silent Spring: Pesticides and Public Health in Pre-DDT America, Princeton, Princeton Univ.
Wigglesworth V. B. (1935). Functions of the corpus allatum of insects, Nature, **136**, 338—339.
Wigglesworth V. B., 1939. The Principles of Insect Physiology, New York, E. P. Dutton.
Wigglesworth V. B., 1970. Insect Hormones, Edinburgh, Oliver and Boyd R. and Clark R.
Wilde J. de, Bongers W., Schooneveld H. (1969). Effects of hostplant age on phytophagous insects, Entomol. Exp. Appl., **12**, 714—720.
Wilkes A. (1942). The influence of selection on the preferendum of a chalcid (*Microplectron fuscipennis* Zett.) and its significance in the biological control of an insect pests, Proc. Roy. Soc. London, **130** B, 400—415.

Wilkes A. (1947). The effects of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites, Proc. Roy Soc. London, **134** B, 227—245.
Wilkinson J. D., Biever K.D., Ignoffo C. M. (1975). Contact toxicity of some chemical and biological pesticides to several insect parasitoids and predators, Entomophaga, **20**, 113—120.
Williams C. M. (1956). The juvenile hormone of insects, Nature, **178**, 212—213.
Williams C. M. (1963). The juvenile hormone. III. Its accumulation and storage in the abdomens of certain male moths, Biol. Bull., **124**, 355—367.
Williams C. M. (1967). Third-generation pesticides, Sci. Am., **217** (1), 13—17.
Williams C. M., Law J. H. (1965). The juvenile hormone — IV. Its exraction, assay, and purification, J. Insect Physiol., **11**, 569—580.
Williams C. M., Moorhead L. V., Pulis J. F. (1959). Juvenile hormone in thymus, human placenta, and other mammalian organs, Nature, **183**, 405.
Williams C. M., Sláma K. (1966). The juvenile hormone. VI. Effects of the «paper factor» on the growth and metamorphosis of the bug, *Pyrrhocoris apterus*, Biol. Bull., **130**, 247—253.
Wilson F. (1960). A review of the biological control of insects and weeds in Australia and Australian New Guinea, Commonwealth Inst. Biol. Contr. Tech. Commun., **1**.
Wilson F., 1965. Biological control and the genetics of colonizing species. In: The Genetics of Colonizing Species, Baker H. G., Stebbins G. L. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 307—329.
Wilson L. F., Schmiege D. C. (1965, rev. 1970). Pine root collar weevil, U. S. Dep. Agr. Forest Pest Leafl., **39**.
Winter J. D. (1929). A preliminary account of the raspberry aphids, Minn. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull., **61**.
Wiseman B R., McMillian W. W. (1969). Relationship between planting date and damage to grain sorghum by the sorghum midge, *Contarinia sorghicola* (Diptera: Cecidiomyiidae), in 1968, J. Georgia Entomol. Soc., **4**, 55—58.
Withycombe C. L. (1926). Studies on the aetiology of sugarcane grofhopper blight in Trinidad, Ann. Appl. Biol., **13**, 64—108.
Wolcott G. N. (1942). The requirements of parasites for more than hosts, Science, **96**, 317—318.
Wollerman E. H. (1962). The locust borer, U. S. Dep. Agr. Forest Pest Leafl., **71**.
Wong H. R. (1974). The identification and origin of the strains of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Hymenoptera: Tenthredinidae), in North America, Can. Entomologist, **106**, 1121—1131.
Wood D. L., Silverstein R. M., Nakajima M. (eds.), 1970. Control of Insect Behavior by Natural Products, New York-London, Academic Press.
Wood E. A., Jr. (1971). Designation and reaction of three biotypes of the greenbug cultured on resistant and susceptible species of sorghum J. Econ. Entomol., **64**, 183—185.
Wood E. A., Starks K. J. (1972). Effect of temperature and host plant interaction on the biology, of three biotypes of the greenbug, Environ. Entomol., **1**, 230—234.
Woods A., 1974. Pest Control: A Survey, New York, Halsted.
Woodside A. M. (1954). Japanese beetle damage to corn as influenced by silking date, J. Econ. Entomol., **47**, 349—352.
Woodworth C. W. (1891). Variation in hessian fly injury, Calif. Agr. Exp. Sta. Rep., **1890**, 312—318.
Worrall L. (1923). Jassid resistance in cottons, J. Union S. Africa Dep. Agric., **7**, 225—228.
Worrall L. (1925). A jassid resistant cotton, J. Union S. Africa Dep. Agric., **10**, 487—491.
Wright D P., Jr. (1963). Antifeeding compounds for insect control, Advan. Chem. Ser., **41**, 56—63.

Wright D. P., Jr., 1967. Antifeedants. In: Pest Control-Biological, Physical and Selected Chemical Methods, Kilgore W. W., Doutt R. L. (eds.), New York-London, Academic Press, pp. 287—293.
Wright J. E. (1972). Hormones for control of livestock arthropods. Effectiveness of three juvenile hormone analogues for control of stable flies, J. Econ. Entomol., **65**, 1361—1364.
Wright J. E., Campbell J. B., Hester P. (1973). Hormones for control of livestock arthropods: evaluation of two juvenile hormone analogues applied to breeding materials in small plot tests in Nebraska and Florida for control of the stable fly, Environ. Entomol., **2**, 69—72.
Wright J. E., Spates G. E. (1972). A new approach in integrated control: insect juvenile hormone plus a hymenopteran parasite against the stable fly, Science, **178**, 1292—1293.
Wright R. H. (1964a). After pesticides — what? Nature, **204**, 121—125.
Wright R. H. (1964b). «Metarchon»: a new term for a class of non-toxic pest control agents, Nature, **204**, 603—604.
Wright R. H. (1965). Metarchons: insect control through recognition signals, Bull. Atomic Sci., **21** (3), 28—30.
Wyatt I. J. (1970). The distribution of *Myzus persicae* (Sulz.) on year-round chrysanthemums. II. Winter season: the effect of parasitism by *Aphidius matricariae* Hal., Ann. Appl. Biol., **65**, 31—41.
Yarnell S. H. (1942). Influence of the environment on the expression of hereditary factors in relation to plant breeding, Proc. Am. Soc. Hort. Sci., **41**, 398—411.
Yazgan S. (1972). A chemically defined synthetic diet and larval nutritional requirements of the endoparasitoid *Itoplectis conquisitor* (Hymenoptera), J. Insect Physiol., **18**, 2123—2141.
Yazgan S., House H. L. (1970). An hymenopterous insect, the parasitoid *Itoplectis conquisitor*, reared axenically on a chemically-defined synthetic diet, Can. Entomologist, **102**, 1304—1306.
Young J. C., Silverstein R. M., 1975. Biological and chemical methodology in the study of insect communication. In: Methods in Olfactory Research, Moulton D. G., Turk A., Johnson J. W., Jr. (eds.), New Jork-London, Academic Press, pp. 75—161.
Young J. R., Snow J. W., Ham J. J., Perkins W. D., Haile D. G. (1975). Increasing the competitiveness of laboratory-reared corn earworm by incorporation of indigenous moths from the area of sterile release, Ann. Entomol. Soc. Am., **68**, 40—42.
Yu H. S., Legner E. F., Sjogren R. D. (1974). Mass release effects of *Chlorohydra viridissima* (Coelenterata) on field populations of *Aedes nigromaculis* and *Culex tarsalis* in Kern County, California, Entomophaga, **19**, 409—420.
Zacharuk R. Y. (1973). Electron-microscope studies of the histopathology of fungal infections by *Metarrhizium anisopliae*. In: Some Recent Advances in Insect Pathology, Roberts D. W., Yendol W. G. (eds.), Misc. Pub. Entomol. Soc. Am., 9, 112—119.
Zoecon Technical Bulletin (1974). Altosid TM IGR, toxicological properties.
Zondag R., 1962. A nematode disease of *Sirex noctilio* (F.), New Zealand Forest Serv. Interim Res. Rep.
Zwaluwenburg R. van (1928). The interrelationships of insects and roundworms, Bull. Hawaiian Sugar Planters Assoc. Exp. Sta. Entomol. Ser., **20**.
Zwölfer H. (1963). Untersuchungen über die Struktur von Parasitenkomplexen bei einigen Lepidopteren, Z. Angew. Entomol., **51**, 346—357.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Abbottana clemataria 115
Acarina 164, 165, 166
Achromobacter nematophilus 147
Acridotheres tristis L. 33, 180
Acyrthosiphon pisum (Harris) 237
Aedes aegypti (L.) 188, 282, 288
— *albopictus* Skuse 220, 293
— *nigromaculis* (Ludlow) 166, 309
— *polynesiensis* Marks 220, 293
Agathis pumila 77, 137, 224, 225
Agonoxena argaula 135
Agria housei Shemell 126
Agrotis orthogonia Morrison 263
Agrypon flaveolatum (Gravely) 225
Aleurocanthus spiniferus 135
Amblymerus(-Mesopolobus) verditer (Norton) 118, 119
Amblyseius fallacis (Garman) 297
Amphimallon majalis (Razoumowsky) 195
Amphorophora rubi (Kaltenbach) 237, 238
Amsacta moorei Butler 199
Amylostereum spp. 151
Anagasta kuhniella (Zeller) 133, 186, 189
Anagrus epos Girault 271
Anastrepha ludens (Loew) 283
Anisoplia austriaca Herbst 38
Anopheles freeborni **149, 150**
— *hispaniola* (Theobold) 292
— *labranchiae* Falleroni 292
— *quadrimaculatus* Say 171
— spp. 149, 150, 172, 173, 220, 292
Anthonomus grandis Boheman 209, 227, 257, 264, 287, 311, 140
Antonina graminis 136
Aonidiella aurantii (Maskell) 78, 143, 161, 230
Apanteles congregatus (Say) 116
— *erionotae* Wilkinson 138
— *glomeratus* (L.) 30, 37, 39
— *melanoscelus* (Ratzeburg) 299
Aphelinus flavipes Kurdjumon 341
Aphidiidae 339
Aphidius fabarium Marsh 125
Aphis gossypii Glover 252, 341
— *helianthi* Monell 271
— *rubicola* (Oestlant) 238
Aphodius fimetarius (L.) 293
Aphytis holoxanthus DeBach 143, 293, 294
— *lingnanensis* Compere 143, 230
— *maculicornis* (Masi) 99
— *proclia* (Walker) 270
— spp. 102, 215
Apis mellifera L. 275
Apterygota 303
Araneida 164
Argyroploce leucotreta Meyrick 282
Argyrotaenia velutinana (Walker) 318
Ascomycetes 215
Aspidiotus destructor Sign 135
— *perniciosus* 270
Atherigona varia Meigen 261
Attagenus megatoma (F.) 324
Autographa californica (Speyer) **319**
Aves 169, 175

Bacillaceae 185
Bacillus 186
— *cereus* Frankland and Frankland 187
— *lentimorbus* Dutky 189, 194
— *popilliae* Dutky 187, 189, 194, 352
Bacillus thuringiensis Berliner (B. t.) 49, 149, 185—195, 218, 226, 298, 339, 342—345, 352, 354
— var. *kurstaki* 192
— var. *thuringiensis* 185, 187
Basidiomycetes 215
Beauveria bassiana (Balsamo) Vuillemin 44, 216—218
— *globulifera* (Spegazzini) Picard **44**
— spp. 44, 216, 218
— *tenella* (Delacroix) 216
Bemisia tabaci (Gennadius) 252
Biosteres (-Opius)longicaudatus (Ashmead) 102
— *oophilus* (Fullaway) 102
— *vandenboschi* (Fullaway) 102

Biotrol 190
Biscirus lapidarius (Kramer) 165
Blaesoxipha kellyi (Aldrich) 115
Blissus leucopterus (Say) 44, 258
Bombyliidae 114
Bombys mori (L.) 275, 312
Brachymeria intermedia (Nees) 90, 94, 115
Bracon mellitor Say 75, 297
Braconidae 112
Brevicoryne brassicae (L.) 270
Bruchidae 262
Bufo marinus (L.) 174
Bupalus 178

Caliroa cerasi (L.) 32
Calosoma sycophanta (L.) 32, 35
Castnia licoides Boisduval 265
Cephus cinctus Norton 258, 263
Cercopidae 259
Ceromasia auricaudata Townsend 115, 120, 122
Ceroplastes rubens 136
Chalcidoidea 34, 112, 113, 125, 126
Chelonus annulipes Wesmael 114
Chilo suppressalis (Walker) 200
Chiroptera 181
Chlenias auctaria Guenée 266
Chlorohydra viridissima (Pallas) 166
Choristoneura fumiferana Clemens 115, 120, 226
Chromaphis juglandicola (Kaltenbach) 141, 142
Chrysocharis laricinellae (Ratzeberg) 136, 137, 224, 225, 229
Chrysomphalus aonidum (L.) (*-ficus* Ashmead) 142, 294
— *dictyospermi* (Morgan) 294
Chrysopa carnea Shephans 158, 159, 270, 295
Chrysophalus aonnidum L. 136
Chrysopidae 153, 158, 159, 161
Cicadellidae 246
Cimex 165
Circulifer tenellus (Baker) 259
Cnidospora 207, 208, 211
Coccobacillus acridiorum d'Herelle 185
Coccophagus 119
Cochliomyia hominivorax (Coquerel) 276, 277, 280
Coelomomyces 215, 220
— *stegomyiae* Keilin 220
Coleomegilla maculata (DeGeer) 273
Coleophora laricella (Hübner) 77, 136, 176, 224, 272
— *malivorella* Riley 229
Coleoptera 111, 123—126, 135, 147, 152, 153, 156, 195, 199, 209, 221, 311
Colias eurytheme Boisduval 328
— *philodice* Latreille 55
Compsilura concinnata (Meigen) 120, 122
Conopidae 114
Conotrachelus nenuphar (Herbst) 37, 259
Contarinia sorghicola (Coquillett) 260, 261
Cordyceps 31, 33
Cryptochaetum iceryae (Williston) 40
Cryptoluemus montrouzieri Muslant 42, 104, 159, 160
Culex 168, 172, 308
— *peus* Speiser 166
— *pipiens* L. 282
— — *fatigans* Weidemann 173
— — *quinquefasciatus* Say 284
— *tarsalis* Coquillett 166, 171
Culicoides 324
Cyprinodon macularius Baird and Girard 172
Cyprinodontidae 170
Cyrtidae 114
Cyrtorhinus mundulus (Breddin) 45, 162
Cyzenis albicans (Fallén) 225

Dacus cucurbitae Coquillett 228, 284
— *dorsalis* Hendel 51, 102, 135, 284
Dahlbominus fuscipennis (Zetterstedt) 91, 116, 129, 130, 223, 282, 296
Danaus plexippus (L.) 55
Darapsa myron (Gramer) 116
Dasychira 178
— *plagiata* (Walker) 69
Deladenus siricidicola Bedding 151, 152
— spp. 145, 151
Dendrolimus sp. 134
Dendrotettix quercus Packard 146
Derodontidae 156
Deuteromycetes 215
Diabrotica longicornis (Say) 257
— *virgifera* LeConte 257
Diadegma (-Horogenes) nana (Cravenhorst) 136, 296, 349
Dialeurodes citri 135
Diaspis 156
Diatzaea saccharalis 135, 265
Dikrella cruentata Gillette 271
Dipel 190
Diplostichus lophyri 114, 118, 122, 126
Diprion (-Gilpinia) hercyniae (Hartig)

47, 50, 120, 178, 204, 206, 222, 223
— *similis* (Hartig) 102, 114, 117, 122, 178, 216, 217, 219, 230, 315
Diprionidae 112
Diptera 35, 111, 113, 114, 118, 121, 126, 135, 147, 152, 153, 195, 196, 209, 221, 269, 280, 335
"Doom" 190
Drino bohemica Mesnil 120, 122, 128, 130, 132, 223
Drosophila 280, 282
— *melanogaster* Meigen 275, 289
Dugesia dorotocephala (Woodworth) 167, 168
Dysdercus spp. 260

"Elcar" 204
Empoasca 245
— *devastans* Distant 247, 248
— *fabae* (Harris) 262
— *fascialis* Jacobi 245—248
— *libyca* (de Bergevin and Zanon) 248
— *terra-reginae* Paoli 247, 248
Encarsia formosa Gahan 119, 139, 140, 341, 345
Ennomos 114
Enterella 221
Enterobacteriaceae 185
Entomophthora 215, 218, 219
— *grylii* Fresenius 215
— *sphaerosperma* Fresenius 218, 219
Epiplaytys 172
Epitrix hirtipennis (Melsheimer) 259, 343
Erionota thrax (L.) 74, 138
Eriosoma lanigerum (Hausman) 231
Erythroneura elegantula Osborn 256, 271
Eubacteriales 185
Eucallipterus tiliae (L.) 338
Eucharitidae 126
Eurytoma pini Bugbee 119
Euxoa messoria (Harris) 264
Exenterus amictorius (Panzer) 94, 102, 116—120, 124, 230
— *vellicatus* Cushman 223
Exeristes comstockii (Cresson) 112, 113, 124
— *roborator* (F.) 127

Forficula auricularia L. 46
Formica lugubris Zetterstedt 164
— *rufa* L. 157, 163
Formicidae 153

Galleria mellonella (L.) 90, 133, 148
Gambusia 171
— *affinis* (Baird and Girard) 171, 172, 274, 297, 352
Gilpinia hercyniae (Hartig) 116
Glossina 260, 286, 287, 324
Glugea 209
— *gasti* McLanghlin 227
Glypta fumiferanae (Viereck) 125
Graphognathus spp. 256
Grapholitha molesta (Busck) 296

Habrobracon brevicornis (Wesmael) 124
Habrocytus thyridopterigis Howard 118
Habrolepis rouxi Compere 78
Haematobia irritans (L.) 236, 284, 309
— *irritans exigua* (DeMeijere) 292
Heliothis NPV 202, 203, 206, 207
— spp. 203, 206, 282
— *virescens* (F.) 148, 204, 207, 271, 343
— *zea* (Boddie) 202, 204, 207, 253
Hemiptera 126, 152, 153, 286, 335
Hermetia illucens (L.) 292
Hippelates 293
Homoptera 135, 161, 286
Hyalophora cecropia L. 304
Hydra americana Hyman 166
Hydrozoa 164, 166
Hyla 173
Hylobius pales (Herbst) 261
— *radicis* Buchanan 256
Hylurgopinus rufipes (Eichhoff) 258
Hymenoptera 33, 111, 112, 118, 117, 120, 122—126, 135, 152, 163, 195, 196, 269, 270, 331, 335, 353
Hypera postica (Gyllenhal) 46, 262
Hyphantria cunea (Drury) 120, 213

Icerya purchasi Maskell 40, 41, 135, 161
Inchneumonoidea 112, 124, 126
Insectivora 181
Iridomyrmex humilis (Mayr) 142, 274, 338
Itoplectis conquisitor (Say) 118, 120, 122—125, 127

„Japidemie" 190

Lambdina fiscellaria fiscellaria (Guenée) 309

Laricobius erichsonii Rosenhauer 156
Laspeyresia pomonella (L.) 197, 259, 284, 324, 342
Lecanium cerasorum Cockerell 339
Lepidoptera 111, 114, 123, 124, 125, 126, 135, 147, 163, 187, 188, 189, 190, 195, 196, 199, 204, 209, 217, 285, 335
Lepidosaphes 156
Lepidosaphes beckii 136
Leptinotarsa decemlineata (Say) 48
Leucospidae 126
Lindorus lophanthae Blaisdell 156
Lissopimpla excelsa Costa 266
Lucilia cuprina Weidemann 289
Lygaeonematus 178
Lypha 119
Lysiphlebus testaceipes (Cresson) 271

Macrocentrus ancylivorus Rohwer 297
— *gifuensis* Ashmead 116
— *grandii* Goidanich 92
Macrosiphum euphorbiae (Thomas) 341
Madremyia 119
Malacosoma americanum (F.) 299
— *disstria* Hübner 299
Malameba locustae King and Taylar 209, 213
Mallos gregalis 165
Mamestra brassicae (L.) 189
Mammalia 169, 181
Manduca sexta (L.) 189, 259
— spp. 268
Mastrus (=Aenoplex) carpocapsae (Cushman) 296
Mattesia 209, 210
— *grandis* McLaughlin 209, 213, 227
— *trogodermae* Canning 209, 210
Mayetiola destructor (Say) 231, 248, 249, 291
Megacyllene robiniae (Forster) 255
Megarhyssa sp. 124
Melanoplus sanguinipes (F.) 258, 262
— sp. 215
Melolontha 44
— melolontha (L.) 217, 221
— *vulgaris* F. 233, 283
Mesolieus tenthredinis Morley 104, 119, 349
Metarrhizium 215, 217
— *anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin 38, 217, 218
Micrococcaceae 186
Microsporea 211
Microtatobiotes 195, 220
Monodontomerus dentipes (Dalman) 102, 230
Musca autumnalis DeGeer 293, 309
— *domestica* L. 180, 259, 289, 292
— *vetustissma* Walker 292
Muscidifurax raptor Girault and Saunders 228
Myzus persicae (Sulzer) 343

Nematus ribesii (Scopoli) 37
Nemestrinidae 114
Neoaplectana 145, 147
— *carpocapsae* Weiser 147, 148
— *dutkyi* Jackson 147
— *glaseri* Steiner 147
Neodiprion 120, 129, 204, 236, 323
— *lecontei* (Fitch) 125, 129, 206
— *sertifer* (Geoffroy) 205, 206
— *swainei* Middleton 118, 125, 202, 298
Neogregarinida 209
Neotylenchidae 135
Neuroptera 152, 153, 335
Nomadacris septemfasciata Serville 33, 180
Nosema locustae Canning 213
Nosematidae 209
Nygmia phaeorrhoea (Donovan) 46, 61, 135

Oecophylla longinoda (Latreille) 194, 196—197, 271, 273—274
— *smaragdina* F. 30
Olesicampe benefactor Hinz 349
— *lophyri* (Riley) 118
Omotoma 119
— *fumiferanae* (Tothill) 122
Ooencyrtus ennomophagus Yoshimoto 115
— *erionotae* Ferrière 74, 138
— spp. 114
Operophtera brumata (L.) 74, 135, 225
Opifex 220
Opius ilicis Nixon 92
Orgilus obscurator (Nees) 269—270
Orthoptera 195, 221
Oryctes rhinoceros L. 264
Oscinella frit (L.) 236
Ostrinia nubilalis (Hübner) 46, 92, 114, 262

Pachypanchax playfairi (Gunther) 171
Pachysphinx modesta (Harris) 78
Paleacrita vernata (Peck) 32
Panolis 178
Papilio polyxenes asterias Stoll 55
Paralobesia viteana (Clemens) 263, 318

Paratheresia claripalpis Wulp 299
Paridae 176, 178
Parlatoria oleae (Colvée) 98, 135
Parus atricapillus L. 176
— *gambeli* Ridgeway 179
Pectinophora gossypiella (Saunders) 257, 319—320
Pediobius (=Pleurotropis) parvulus (Ferrière) 141
Pentatoma bidens 35
Pentatomidae 156
Perezia 209
Perilampus hyalinus Say 118, 125—126
Perilitus coccinellae (Schrank) 272, 273
Perkinsiella saccharicida Kirkaldy 45, 162
Peromycus maniculatus (Wagner) 181
— spp. 182
Phabdoscelis obscura 135
Phaeogenes hariolus (Cresson) 125
Phthorimaea operculella (Zeller) 133, 262, 296
Phycomycetes 215, 218, 220
Phyllophaga 175
Phylloxera vitifoliae (Fitch) 243—245
Phytodietus fumiferanae Rohwer 118—119, 124
Phytomyza ilicis (Curtis) 92
Phytoseiulus persimilis (Athias-Henriot) 341
Pieris rapae (L.) 30, 37, 135, 270
Pikonema alaskensis (Rohwer) 183
Pineus 156
Pipunculidae 114
Pisces 169
Planococcus citri (Risso) 160
— kenyae 135
Pleolophus basizonus (Gravenhorst) 92
Plutella maculipennis Curtis 273
Poecilia reticulata Peters 171, 173
Poeciliidae 170, 171
Polistes 268
Popillia japonica Newman 46, 147, 189, 192—195, 221, 260
Porthetria (=Lymantria) dispar (L.) 45, 98, 283, 320
— *monacha* (L.) 44
Pristiphora abietina (Christ) 163
— *erichsonii* (Hartig) 104, 119, 182, 268, 299
Promecotheca coeruleipennis Blanchard 135, 140
— *cumingi* Baly 141
— *reichei* Baly 140
Prospaltella 119
— *berlesei* (Howard) 45, 84
Pseudaulacaspis pentagona (Targioni-Tozetti) 45
Pseudococcus citriculus 135
— *fragilis* 135
Pseudomonadales 185
Pseudomonas aeruginosa (Schroeter) Migula 352
Pseudoplusia includens (Walker) 319
Pseudotheraptus wayi Brown 273—274
Pyemotes ventricosus (Newport) 140
Pyrgotidae 114
Pyrrhocoris apterus L. 303, 306

Rana 175
Recurvaria 179
Reesimermis 145
— *nielseni* Tsai and Grundmann 149—151
Reptilia 169
Rhabditidae 145
Rhagoletis fausta (Osten Sacken) 312
— *pomonella* (Walsh) 259
Rhizaphis vastatrix Planchon 244
Rhryganidia californica Packard 338, 339
Rhyacionia buoliana (Schiffermüller) 119, 256, 261
Rickettsiales 220
Rickettsiella 221
— *melolonthae* Wille and Martignoni 221
— *popilliae* Dutky and Gooden 221
Rodentia 181
Rodolia cardinalis (Mulsant) 39—41, 156, 158, 161
Rogodinae 124

Saissetia zanzibarensis Williams 271
Samia cynthia ricini Boisduval 134
Scambus hispae (Harris) 125
Scarabaeidae 292
Schizaphis graminum (Rondani) 235, 271
Scolobatinae 124
Scolytidae 258, 311
Scolytus multistriatus (Marsham) 258
Scymnus impexus (Muslant) 156
Serratia marcescens Bizio 352
Simuliidae 309
Sirex noctilio (F.) 151—152
Sitodiplosis mosellana (Géhin) 36
Sitotroga cerealella (Olivier) 133, 134
Sminthurus viridis (L.) 165, 166
Sorex cinereus Kerr 182
Spalangia orientalis Graham 299

Spalangia sundaica Graham 299
Spathimeigenia spinigera Townsend 118
Spodoptera frugiperda 197
Sporozoa 207, 209
Steinernematidae 145, 148
Stomoxys calcitrans (L.) 228, 236, 309
Strategus 175
Strepsiptera 106, 111
Symmerista leucitys Franclemont 201

Telenomus sphingis (Ashmead) 79
Teleogryllus commodus (Walker) 287
Tendipes plumosus (L.) 214
Tenebrio molitor L. 304
Tenodera aridifolia sinensis 155
Tetranychus urticae Koch 341
Tetrastichus coerulescens (Ashmead) 118
Thanatus flavidus Simon 165
Thaumetopoea pityocampa 163
Thelohania 209, 213, 214
— *hyphantriae* Weiser 214
— *pristiphorae* Smirnoff 299
Therioaphis maculata (Buckton) 75, 237, 274
Thrips tabaci Lindeman 341
Thuricide 190
Tilapia 170
Tinocallis platani (Kaltenbach) 338
Tiphia 194
Tortricidae 228
Tortrix 178
Trialeurodes vaporariorum Westwood 119, 139, 341
Trichiocampus irregularis (Dayar) 299
— *viminalis* (Fallén) 299
Trichogramma minutum (Riley) 37, 133, 296
— *pretiosum* Riley 127, 133, 134
— spp. 78, 114, 133, 134, 228, 299, 345
Trichoplusia ni (Hübner) 123, 192, 198, 200, 319, 343
Tricladida 167
Trioxys pallidus (Haliday) 141, 142
Trogoderma glabrum (Herbst) 210
— *granarium* Everts 210
Tuberculoides annulatus (Hartig) 338
Turbellaria 164, 167
Typhlodromus occidentalis Nesbitt 297
Tyroglyphus phylloxerae Riley 37
Tyrophagus longior Gervais 341

Virales 195

Xystichus 165

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автоцидный метод 11, 226, 228, 274, 276, 278, 283, 344, 352
Агросистема 11, 55, 268, 336
Адаптационный ввоз 11, 98
Адельфопаразитизм 119
Азиатская стеблевая огневка 200
Акклиматизация интродуцированного полезного организма 92—94
Акроцериды 106
Алломон 11, 322
Альдикарб 340
Амфибия 110, 169, 173
Анемотаксис 311
Антибиоз 12, 233, 242, 250, 251
Антифидант 12, 73, 226, 238, 242, 322—325, 345, 352, 354
Антропогенный вредитель 12, 80
Аппресорий 12, 216, 217
Аргентинский муравей 112, 274, 338
Арренотокия 12, 123, 299
Аттрактант 301, 311
Аутопаразитизм (адельфопаразитизм) 12, 119
Аутэкология 12
Афенилиниды 119, 339
Афродизиаки 311

Бабочка-монашенка 44
Бабочки среднего размера 55
Баварская линия 104
Бактерии 49, 110, 147, 184, 185—195, 208, 217, 221, 352
Банановая блошка 74, 138
Безвредные навозники 292
Белокрылка 135
Биологический метод борьбы 12, 39, 44, 45, 66—67, 72, 96, 97, 110, 231, 327, 344—348
— — оценки 12, 95, 96
Биологическое подавление вредных насекомых 12—13, 54, 65—72, 97, 110, 231, 276, 301, 326, 327, 343
— — — — будущее направление 352—356
— — — — значение 143, 161, 162
— — — — значительный успех 346
— — — — информация и реклама 354
— — — — побочные эффекты 351
— — — полный успех 345, 346
— — применимость 97, 348
— — — — соотношение аспектов 347
— — — — частичный успех 345, 346, 348
Биотип 13, 84, 237, 238, 242, 250—252, 353
Боверицин 216
Богомолы 35, 155, 156
Божьи коровки 32, 34, 152, 272, 273
Большая пчелиная огневка 90, 133, 147, 148, 201
Бражники 116, 259, 268, 284
Браконидьı 37, 123, 124
«Бумажный фактор» 304
Бурозубка средняя 182

Веерокрылые 106, 111
Веретеновидные личинки 153
Взаимоотношения паразитоид — паразитоид 115—120
— паразитоид — хозяин 115—120
Виды-заменители 126
Виноградная листовертка 263, 318
— филлоксера 37, 39, 232, 239, 243—245, 253, 279
— цикадка 256, 271
Виноградный мучнистый червец 160
Вирион (вирусная частица) 13, 196—199, 201
Вирус 32, 47, 50, 110, 184, 195—207, 217, 221—225, 298, 352
— денсонуклеоза 196
— радужности 13, 196, 199
— — Chilo 200
— — Tipula 199
— цитоплазменного полиэдроза 196, 198
— *Drosophila*-CO_2 196
Вирусы, лишенные оболочки 13, 199
— с оболочкой 13, 199, 201

Вирусы ядерного полиэдроза 196, 200—201, 203—207, 224, 298, 299
Вишневая ложнощитовка 339
Внешнее превосходство 13, 225
Внутреннее превосходство 13, 224
Внутривидовая конкуренция 65
Водные насекомые 209, 220
Водорегуляция 254, 264, 274
Воздушная перевозка полезных организмов 86
Возрождение популяции вредителя 332
Волосатик 145
Вредители запасов 209, 211, 227, 228
— риса 265
Вспомогательные хозяева 79, 90, 91, 271, 332
Вторичные вредители 332, 340
Выемчатокрылые сосновые моли 179
Высушенные зараженные личинки 206
Вязовые пяденицы 114
Вязовый заболонник 258

Гамбузия 171, 172
Гармоничное использование полезных организмов 13, 222—226, 326, 354
Гексалур 319, 320
Генетическая мутация, искажающая соотношение полов 288
Генетически наследуемая частичная стерильность 286
Генетическое изменение вредителей 61, 66, 67, 73, 274, 344, 352, 354
— — линии самцов 282, 283
— подавление вредителей с использованием хромосомных транслокаций 286, 289, 290
— — посредством индуцированной стерильности 276, 285
— — увеличение чувствительности к пестицидам 289
— — уменьшение приспособленности 285—289
— — энтомофагов 300
— разнообразие 102—104, 295
— усовершенствование 50, 80, 104, 275, 294
Гетерозис 14, 283, 299
Гибридная стерильность 14, 283
Гидры 164, 166—167, 353
Гормоны 14, 67, 73, 226, 302, 345
Грандлур 318, 340
Гранулез 14, 196
Грегарины 209, 227
Грибы энтомопатогенные 44, 75, 110, 184, 214, 273, 274, 298, 354

Гусеницы 163, 175, 338, 339, 342
— мельничной огневки 186

Данада 55
Двукрылые *см.* Diptera
— перевозка 86, 87
ДД-136 147, 148
ДДТ 48, 162, 224, 266, 297, 302, 332
Дейтеротокия 14, 299
Диазинон 339
Дискование 258, 259
Диспарлур 320, 321
Долгоносики 256
— Южной Африки 135
Дриниды 116
Дровосек белой акации 255
Дрожжи 38
Дрозофила *см.* *Drosophila*
Дыхательная воронка 121, 122
Дятлы 176, 177

Естественная популяция 289
Естественное регулирование 14, 58—59, 63—66, 82, 97, 98, 344
Естественные враги 15, 79—83, 95—98, 264—274, 332, 333, 339, 341—345, 354
— — внутриареальный перенос 163, 179, 204, 344
— — массовый выпуск 80
— — родственные вредителю 82, 97, 98, 141, 353
Естественный регуляторный механизм 63, 64, 66, 67, 73, 80, 81

Жаба 169, 173—175
Желобчатый червец 40, 41, 74, 82, 135, 143, 156, 158, 161, 162, 239, 243, 346, 348
Желтая лихорадка 170
Желудок, анализ 175, 176
Жигалка коровья 236, 284, 293, 309
— осенняя 228, 236, 309
Жизненный цикл 209, 210
Жизнеспособные споры 190
Жужелицы 153, 156, 157
Жук июньский 175
— колорадский 48
— майский 209, 283
— хлебный 38
— японский 46, 147, 185, 189, 192—195, 221, 261, 264, 305, 306
Жук-жужелица 32, 35, 153, 156, 157 161

Жук-кузька 33, 217
Жуки-навозники 292
Жуки-скакуны 35
Журчалки 161

Завезенная репница 30, 37, 39, 135, 195, 270
Завезенный сосновый пилильщик 37, 102, 114—118, 123, 173, 176, 177, 181, 216—219, 230, 315
Землепользование 254, 262
Землеройки 169, 181
Земноводные 173—175
Златоглазка 32, 34, 79, 153, 155—157, 270, 295, 332
Златогузка 46, 61, 135
«Знай свое насекомое» 15, 67, 72, 78, 126, 143, 159, 238
Золотистый американский дятел 177

Идентификация вредителя 78, 81, 82, 350
Избирательные химические пестициды 296—297, 330, 334, 335
Изменение особенностей вида-вредителя 61, 62, 231
Иммиграция 109, 280, 352
Инбридинг 300
Инвазионная личинка 148, 149, 156
Интегрированная борьба с вредителями 15, 53, 95—97, 139, 143, 207, 226, 254, 313, 327, 350—352
— система 326, 328
Интенсивность заражения 138
Интродукция полезных организмов 72
— — — акклиматизация 92—94
— — — воздушные перевозки 86
— — — исследование вида-мишени 83—84
— — — карантин 88, 127
— — — климатические ограничения 74, 75, 91
— — — колонизация 90—92
— — — оценка результатов 94—96
— — — — — качественная 94, 95
— — — — — количественная 93—96
— — — прогнозирование успеха 84, 91, 101
— — — разрешение 87
— — — синхронизация во времени 75, 84, 89—91
— — — теория последовательности 100
Искусственная среда для патогенов 190—192, 218
Искусственное заражение культур 341
Искусственные хозяева паразитов 126
Искусственный рацион для полезных видов насекомых 126—128, 148
— пищевой раствор 270
Испытание сортов-кандидатов против насекомого-вредителя 242

Кайромон 15, 322
Калифорнийская бабочка 338
— красная щитовка 78, 102, 136, 143, 230
Калифорнийский паводковый комар 309
Каннибализм 86, 157
Канцерогенез 52
Капсула 15, 197, 198
Капустная металловидка 123, 191, 195, 198, 319, 343
— моль 273
— тля 270
Карантин 88, 128
Карпозубик 172
Картофельная моль 262, 296
— тля 341
— цикадка 262
Каталог паразитов и хищников вредных насекомых 83
Клептопаразитизм 16, 119
Клещи 159, 164—166, 274, 341
— паутинные 51, 297, 331
Клоп белокрылый 44, 216, 218, 258
— постельный 35, 165
— *Lygus* 262
Клоп-хищнец 155
Клоп-щитник 156, 157
Клопы-редувииды 35, 155
Клопы-слепняки 45, 153—154, 161, 163, 270, 325
Ключевой фактор 16, 64, 70, 223
Кобылка 258, 262
Кожеед 210
Коконопряды 195, 299
Кокцинеллиды 33, 39, 42, 152, 154, 156, 158, 160, 161, 270
Колеофориды 137
Колорадский жук 48
«Комариная рыба» 171
Комары 149—152, 164—175, 209, 220, 255, 259, 265, 280, 284, 287, 292, 308, 352
— комнатные 282
Конидиеносец 16, 216—219
Конкурентное вытеснение 16, 73, 99—102, 225, 230, 276, 290, 344, 352
Контролируемая борьба 328

Конфузант 16, 316, 319, 320
Координированное биологическое подавление вредных насекомых 16, 222, 226—229, 326, 327
Кормовое растение 160
Коробочный червь 257, 258, 319
Короеды 144, 176, 258, 264
Косвенный вредитель 16, 98, 99
Красная гусеница 199
— восковая ложнощитовка 136
— саранча 33, 180
Красноголовый сосновый пилильщик 206
Красноклоп 260
Красный паутинный клещик 341
Кристаллоносные бактерии 186
Кровяная яблонная тля 135, 231
Крот 169, 181
Кукурузный мотылек 46, 92, 114, 209, 236, 237, 253, 262, 271
Кьюлур 228

Ленточный посев 258, 267
Летучая мышь 34, 169, 182, 183
Линия, устойчивая к обработке известью с серой 330
Лиственная чехлоноска 77, 135, 136, 176, 224, 229, 349
Лиственный пилильщик 104, 120, 176, 181, 183, 188, 268, 299, 349
Листовертка 282
Листовертка-почкоед еловый 115, 118, 120, 176, 195, 209, 224, 226, 227
Личинки хрущей 175, 234
Ловушка с клеем 94, 95, 315
— с феромоном 314
Луплур 319
Люцерновая желтушка 328
— пяденица 319
Люцерновый долгоносик 46, 51, 262, 342
Лягушки 169, 173—175

Майна 33, 180
Макротипические яйца 16, 121
Малатион 162
Мальтузианская теория 56
Малярия 170, 172, 264, 292
Массовая миграция 65
Массовое разведение 50, 79, 88, 89
— — бактерий 189—192
— — вирусов 202—203
— — нематод 148—151
— — паразитоидов 126—134
— — спор 210—211
— — хищников 159—161
Машинный анализ 63, 70, 71, 96
Медведка 175
Медвяная роса 79, 139, 142, 159, 163, 270, 273, 331, 332, 339
Международная единица (МЕ) 17, 191
Мейотический дрейф 16, 288, 292
Мермитиды 145, 146, 149—151
Метод вспашки 254, 262, 271, 272
— выпуска стерильных насекомых 17, 61, 192, 228, 276, 279, 321, 342
— «грязного поля» 269
— дезориентации 17, 314, 316, 319—321
— замещения 17, 259
— использования устойчивости хозяев 232, 255, 261, 354
— Кёбеле 41
— наводнения 17, 75, 80, 81, 344
Метоприн 308
Механизм естественного регулирования 64
— обратной связи 64, 109
Мешочницы 195
Мед 163
«Мертвый сезон» 260
Микозы 215
Микробные инсектициды 208
— патогены 143, 184, 192, 326, 337, 344, 345, 352, 353
Микроспоридии 209, 211—213, 227, 299
Микротипические яйца 18, 122
Мимариды 126
МКББ 50
Млекопитающие полезные 34, 110, 169, 181, 267, 268, 344
Множественная интродукция 99, 102
МОББ 18, 50, 54, 326, 355
Моделирование популяций 71
Модифицированная программа опрыскиваний 328
Молочная болезнь 185, 189, 193—195
Моль капустная 273
Монокультура 18, 28, 92, 254, 257, 267, 268
Монофаг 18, 77, 78, 104, 108, 119, 156
Мошки 309
Мультипаразитизм 18, 119, 120
Муравьи 32, 126, 142, 156, 274
Муравьи-хищники 50, 95, 153, 156, 157, 163, 164, 271
Мутагены 52
Муха 261
— восточная фруктовая 51, 102, 135, 136, 284

Муха гессенская 32, 231, 237, 243, 248—250, 253, 261, 291
— дынная 228, 284
— комнатная 114, 165, 180, 188, 259, 282, 303, 309
— мексиканская плодовая 283
— мясная 114, 276, 278, 280, 284, 347
— навозная 292
— цеце 260, 286, 287
— шведская 236
Мухи-тахиниды 106, 114, 119, 120, 225, 269, 270
Мушиный фактор 188
Мыши 169, 182, 183
Мюскардина белая 215
— грибковая природа болезни 35
— зеленая 38, 215

Наездники 34, 112, 119, 124, 225, 230, 266
Насекомые 65
— восстановление численности вредителя 26, 330—334
— нарушение состава вредителей 19, 52, 80, 81, 162, 331—334
— подавление вредных видов 334
— — — — стратегия 49, 66, 70—72, 104
— рациональная организация борьбы с вредителями 21, 327—329, 335, 336, 343, 344, 355
Настоящий вредитель 80—81
Нектар 79, 90, 159, 269
Нематоды 110, 143, 144, 344, 354
Непарный шелкопряд 35, 45, 58, 61, 90, 98, 115, 120, 135, 195, 268, 314, 320, 321, 349
Непредпочтение 19, 233, 235—238, 248—251, 323
Ногохвостка 165
Нуклеокапсид 19, 201

Обваривание 19, 129
Облигатный паразитизм 19, 145
— патоген 19, 186
Образовательные программы 336
Огневка кукурузная 177
Оленья мышь 181, 182
Олигофаг 19, 104, 105, 108, 120, 156, 322
Ооэнциртиды 126
Орошение 75, 264, 274
Осенний походный червь 197
Осенняя белая бабочка 120, 213
— жигалка 228, 236, 309
— пяденица 195
Островная концепция 99
Осы 156, 268

Падубовая минирующая мушка 92
Паразит 19, 111
Паразитоид 20, 105—107, 111, 134, 193, 204, 206, 224, 226—229, 267, 269, 272, 273, 295, 324, 326, 332, 339, 341—344, 352, 353
— взрослых хозяев 115
— вторичный 13, 118, 125, 272
— групповой 14, 106, 116—120, 129
— куколка 115
— личинки хозяев 114, 138
— массовое разведение 126
— неестественные хозяева 126
— одиночный 19, 115, 116, 121, 123, 125, 130
— первичный 20, 112, 118—120, 123—126
— третичный 118
Паразитоиды яйцевые 114, 115, 125, 133, 134, 138, 299
Паразитоиды-стенофаги 120
Параспоральное тело 20, 186—188, 193, 194
Паратион 162
Партеногенетические виды 92
Патогенные грибные инфекции 215
Патогистология 217
Пауки 35, 164, 165
— общественные 165
Пебрина 38
Перезаражение 20, 79, 118, 119
Перепончатокрылые см. Hymenoptera
— перевозка 86, 87
— яйцеклад 124, 212
Период питания 91, 121—124, 157
Периодический выпуск 20, 75, 80, 81, 169, 346
Пестициды третьего поколения 20, 302, 304
Пилильщик аляскинский 183
— вишневый 32
— еловый общественный 47, 50, 116, 120, 129, 130, 133, 200, 204, 222, 224
— ивовый 31, 91—92, 112, 121, 124, 125, 128—133, 163, 165, 183, 195, 202, 205
— — личинки 202, 299, 230
— сосновый рыжий *см.* Завезенный сосновый пилильщик
Пиретрины 324, 354
Пиретрум 48, 323
Планарии 164, 167—169, 353

Планидия 20, 125
Пластигастериды 116
Плодовая мушка 275
Плодородие 235, 263
Плодосмен 20, 269
Побеговьюн зимующий 119, 124, 256, 261, 269
Подавление вредителей паразитами 135
Подготовка гнездовий ос 268
— — птиц 50, 177, 179
— — рукокрылых 181
Поксвирусы 196, 198, 199
Полезные организмы, виды-близнецы 84
— — генетическое усовершенствование 50, 81, 104, 275, 294
— — желательные качества 74
— — искусственное предоставление пищи 269—271
— — — скрещивание 294
— — искусственный рацион 126, 148
— — оценка результатов интродукции 94—96
— — перевозка 85
— — пригодность к содержанию в культуре 79—80
— — приспособляемость к факторам среды 104, 105
— — проверка чистоты 79, 88, 89
— — прямой выпуск 90
— — размножение 79, 80, 89—92
— — репродуктивный потенциал 76, 106
— — систематика 144, 349
— — скорость расселения 77, 78, 93
— — способность к поиску 76, 106, 108
Полифаг 20, 78, 98, 104—105, 108, 120, 123, 156
Полиэдр 20, 195, 198, 201, 202, 205, 206, 298
Полиэмбриония 21, 116
Полярная нить 211
Популяции, динамика 14, 60, 66, 70—71, 96, 109, 329, 350, 351
— модели 62, 70, 71, 96, 97
— регулирование численности 21, 58, 82, 104, 108, 223, 224
— стабильность 58, 64
Потенциальные патогены 186
— насекомые-вредители 110, 332, 341, 342
Предоставление укрытий полезным организмам 267—269
Приманочные посадки 21, 263—264, 318, 340
Применение ЭВМ 96
Принцип Гаузе 21, 101, 290
Природное равновесие 21, 31—32, 35, 59—64
Проволочник 217
Просвещение и образование 334—338
— — — с целью ограничения народонаселения 337, 355, 356
Простейшие патогенные 49, 110, 184, 207—214, 217, 227—229
Протелический паразит 21, 111
Профилактика ущерба, причиняемого вредными насекомыми 258—261, 268, 269
Прямой вредитель 21, 98, 99
Псевдоустойчивость 16, 234, 240, 261, 263
Птицы, анализ желудка 176
— искусственные птенцы 177
— насекомоядные 32, 34, 110, 175—180, 206, 229, 267, 344
— подготовка гнездовий 50, 177, 179
— шейные кольца 177, 178
Пути подавления вредных видов 65
Пчелы 29, 30, 185, 195, 275
Пыльца 79, 90, 124, 159, 269, 270
Пяденица 309
— весенняя 32, 195
— зимняя 74, 135, 136, 225
— соевая 319

Размещение культур 267
Размножение партеногенетическое 280
Рациональное использование природных ресурсов 21, 296, 297, 327—329, 356
Реакция на плотность хозяина 75—76
Регуляторные механизмы 62
Регуляторы роста насекомых (РРН) 22, 304, 309, 310
Репница 30, 37
Риккетсии 110, 184, 217, 220—222
Родолия, ввоз 39—48, 82, 156, 158, 161, 162, 278
Рукокрылые 181
Рыбы 110, 170—173, 265
— питающиеся комарами 168, 171—173, 274, 297

Саламандры 169, 173
Саранча 65, 115, 181
Саранчовые 144, 146, 155, 209, 213, 215, 235, 262
Сахарная цикадка 161
Сахарный долгоносик 135, 260

Сахарный жук-носорог 174
Сверхпаразитизм 79, 118, 119, 126
Сверхпаразитоид 22, 43—44, 79, 84, 88, 118, 119, 126, 272
Севооборот 256, 267
Септицемия 22, 147, 187, 189, 227
Синица горная 179
— хохлатая 177
Синэкология 22, 60
«Синяя болезнь» 221
Сирфиды 34, 154—157, 270
Системный анализ 22, 55, 70, 71
Скорость расселения 23, 61
Следовой феромон, идентичность аттрактанту 301, 312
Слепни 255, 257, 265
Сложные неклеточные протисты 208
Случайное биологическое подавление вредного насекомого 22, 204, 222, 229—230, 345, 352
«Смерть комарам» 150
Среда, влияние на численность популяции 61, 62
— изменение 49, 96, 97, 98, 278, 226, 254, 351—353
— разнообразие 251, 257, 267, 268
— сопротивление 22, 98, 276
— стабильность 99, 257
Сорговая галлица 260, 261
Сосновая волнянка 69
Сосновый корневой долгоносик 256
— походный шелкопряд 163
Специфический образ искомого 22, 108, 178
Специфичность к хозяину 77, 78, 104—107, 145, 155, 156, 200, 238
Списки хозяев и их паразитов 82—83
Спора, строение 212
Спорообразующие аэробы 191, 352
— бактерии 186, 187
Сроки посева 254, 261, 348
— сборки урожая 261, 262
Стафилины 35
Стимулятор питания 227
Стрекозы 35, 156
Субмодели 71

Табачный трипс 341
Таблица выживания 22—23, 55, 67—72, 96, 224
Таксономия 152—154
Тараканы 175
Тельца-включения 23, 196—198, 207
«Теория последовательности» 100, 101
Тепличная белокрылка 119, 139, 140, 341
Тепличные вредители 211, 341
Термиты 301
Тля 31—33, 51, 117, 118, 141, 142, 153, 156, 159, 163, 235—238, 261, 265, 274, 325, 335, 338
— гороховая 237
— злаковая 235, 271
— овощная 136
— ореховая 135, 136, 141—142
— персиковая 343
— пятнистая люцерновая 51, 75, 237, 253, 274
Токсин боверин 217
Токсичные продукты бактерий 187—190
— — — α-экзотоксин 188, 195
— — — β-экзотоксин 188, 195
— — — γ-экзотоксин 188
— — — δ-эндотоксин 188—189, 195
Толерантность 23, 99, 232, 237, 241, 248—251
Трансовариальная передача 205, 221
Трипсы 159, 238
Трихограммы 134
Тутовый шелкопряд 29, 35, 185, 195, 216, 275, 302, 312

Увеличение чувствительности к пестицидам 289
Условно-летальные мутации 287, 289, 291
Устойчивость пшеницы к гессенской мухе 248—250, 253, 348
— хлопчатника к цикадкам 245
— хозяина 28, 63, 67, 73, , 226, 231 250—253, 323, 333, 342—348, 354
— — испытание 242
— — механизм 232
— — наследуемые факторы 241, 250
— — рентабельность использования 253
— — степень 234, 235
Уховертка 35, 46

Факторы биотипические 63
— зависящие от плотности популяции 23, 60—64, 75—76, 82, 104, 105
— катастрофические 61
— не зависящие от плотности популяции 23, 60—64, 231
— смертности 63
— факультативные 61, 62
Факультативный паразитизм 23—24, 145, 146
— патоген 24, 186, 218

Фаунистические работы 350
Феромоны 24, 67, 73, 192, 226, 229, 284, 301, 310, 345, 348, 352, 354
— агрегации 311, 340
— возможности их использования 313, 316
— — — — для контроля численности вредителей 313
— — — — — массового вылова 314—318, 340
— мечение хозяина 79, 118, 119
— половые 310—318
— проверка 317
— развитие устойчивости к ним 315
— распространение 316
— синтетические 312
— следовые 301, 311, 312
— экспериментальное подавление вредителей 318
Форезия 24, 145, 146
Функциональная реакция 24, 75, 76, 107—109, 177, 178

Хальциды см. Chalcidoidea
Характерная средняя плотность (положение равновесия) 24, 59, 63, 66—70, 96, 97
Хемостерилизация 193, 280—284, 303, 316, 341
Хермес 156, 161
Химикаты, использование в сельском хозяйстве 48, 52, 329—334, 335
Химические пестициды 226, 265, 328—339, 341, 350, 351
— — избирательное действие 296, 330—331, 335
— — исследование 48, 288, 291, 330—334, 340, 350
— — преимущества использования 95, 96, 265, 266, 333
— — проблема загрязнения окружающей среды 330
— — разрушительное воздействие 330
— — устойчивость к ним вредителей 52, 95, 96, 206, 207, 226, 237, 275, 333
— — — — — полезных организмов 297
Химический метод проверки 95, 96, 162, 334, 335
Хирономиды 166—168, 172, 213, 309
Хитиназа 226, 354
Хищник 24, 105—107, 152, 193, 214, 272, 295, 301, 324, 326, 331, 344, 352, 353
— ценность по сравнению с паразитоидом 104—107, 111, 112
Хлебный жук-кузька 38
— пилильщик 253, 258, 262, 263
Хлопковая белокрылка 252
— блошка 257
— совка 202, 204, 207, 252, 253, 262
— тля 252, 341
— цикадка 245
Хлопковый долгоносик 75, 209, 213, 227, 259, 264, 287, 291, 296, 311
Хлорированные углеводороды 52
Хозяин, заражение 79, 85
— питание 78, 124
— поиск 106
— совместимость с ним 77—78
— специфичность 77, 78, 104—107, 145, 155, 156, 200, 238
Хозяин-заменитель 24, 90, 126, 148
Хохлатка 201
Хромосомные транслокации 286, 289, 290
Хрущ майский 221

Цветковые растения 113, 269
Цветоед сливовый 37, 259
Цикадка 45, 159, 233, 243, 245—248, 252, 257, 259, 325
Цикада-пенница 259
Цитоплазматическая несовместимость 24, 283
Цитрусовые белокрылки 135, 136
— червецы 160

Червец австралийский желобчатый 135
— вредитель злака хлорис 51
— Комстока 136
— мучнистый 104
— цитрусовый 160
Червецы 95, 156, 271, 274, 333
Черви 167
Черная вишневая муха 312
— мошка 144, 255, 309
— синица 176
Черный ковровый кожеед 176
— крупный парусник 55
Чехлоноски ореха пекана 177
Чешуекрылые см. Lipidoptera
Численная реакция 24—25, 76, 77, 106—109, 177, 178

Шершавая блошка 259, 343

Щитовка 135, 136, 140, 142, 143, 294
— фиолетовая 98, 135, 136

Экдизоид 25, 302—304
Экдизон 25, 302—304
Экзотоксин 25, 188, 191, 195
Экологическая ниша 25, 73, 74, 84, 101, 143, 290, 291, 294, 331
Экологические гомологи 25, 101, 290
Экономический порог вредоносности 25, 68, 70, 99, 313, 336
Эксперименты с исключением 94—96
Эктопаразитоид 25, 116, 124, 129
Эмиграция 109
Эмпиризм 74, 84, 90, 94, 107, 295, 351
Эндопаразитоид 25, 116—121, 123—126, 141
Эндоспора 25—26, 187, 189—191, 193
Эндотоксин 26, 188, 354
Энтомопоксвирусы 26, 196—198
Энциртиды 116
Эпизоотия 26, 110, 184, 206, 209, 214, 215, 218, 221, 222, 229, 256, 265, 273
Эталонные особи 93
Эухаритиды 106, 126
Эффект отдачи (восстановление численности вредителя) 26, 330—334

Ювабион 26, 304
Ювенильный гормон (ЮГ) 26, 301
Ювеноид (аналог ювенильного гормона АЮГ) 26, 228, 304
— принцип использования 307
— устойчивость к нему насекомых 308

Яблонная пестрокрылка 259
— плодожорка 147, 148, 197, 228, 259, 284, 324, 342
— чехлоноска 229
Ядовитые вещества 307, 308, 309
Яйцевые паразитоиды 114, 115, 126, 133, 134, 299

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора перевода 5

Предисловие 8

Глава 1. **Словарь терминов** 11

Глава 2. **Исторические, теоретические и методологические основы подавления вредных насекомых** 27

2.1. Историческое развитие 28
2.1.1. Ранняя история до 1888 г. 28
2.1.2. Средняя история до 1940 г. . . 39
2.1.3. Средняя история (1940—1962 гг.) 48
2.1.4. Новая история (с 1962 г. до настоящего времени) . 53
2.2. Динамика естественных популяций как основа биологического подавления вредных насекомых 55
2.2.1. Основные правила . . . 56
2.2.2. Естественное регулирование: экологическая основа биологического подавления вредных насекомых . 58
2.2.3. Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых 60
2.2.4. Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология 65
2.3. Интродукция полезных организмов: вопросы, концепции и методы 72
2.3.1. Желательные качества полезных организмов 74
2.3.2. Этапы проведения программы биологической борьбы 80
2.3.3. Основные экологические принципы биологического подавления вредителей . 97

Глава 3. **Организмы, используемые в классическом методе биологического подавления вредных насекомых** 110

3.1. Паразитоиды 111
3.1.1. Таксономия 111
3.1.2. Биологические взаимоотношения 114
3.1.3. Жизненные циклы некоторых паразитоидов 120
3.1.4. Программы массового разведения отдельных паразитоидов 126
3.1.5. Примеры подавления вредителей с использованием паразитоидов 135
3.2. Нематоды . . . 143
3.2.1. Систематика . . 144
3.2.2. Биологические взаимосвязи . . 145
3.2.3. Примеры подавления вредных насекомых с помощью нематод . 146
3.3. Хищные насекомые 152
3.3.1. Таксономия 152

3.3.2. Биологические взаимоотношения . . 154
3.3.3. Жизненные циклы некоторых хищников . . . 157
3.3.4. Пример программы массового разведения хищника: *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) 159
3.3.5. Примеры подавления вредителей с использованием хищных насекомых 161
3.4. Хищные беспозвоночные 164
3.4.1. Пауки (Arthropoda: Araneida) 164
3.4.2. Клещи (Arthropoda: Acarina) . . 165
3.4.3. Гидра (Coelenterata: Hydrozoa) . . . 166
3.4.4. Планарии (Platyhelminthes: Turbellaria) 167
3.5. Хищные позвоночные 169
3.5.1. Рыбы (Pisces) . . . 170
3.5.2. Земноводные (Amphibia) 173
3.5.3. Птицы (Aves) 175
3.5.4. Млекопитающие (Mammalia) 181
3.6. Патогенные микроорганизмы 184
3.6.1. Бактерии (Schizomycetes: Eubacteriales) 185
3.6.2. Вирусы (Microtatobiotes: Virales) 195
3.6.3. Простейшие (Protozoa: Sporozoa и Cnidospora) 207
3.6.4. Грибы (Fungi) 214
3.6.5. Риккетсии (Microtatobiotes: Rickettsiales) 220
3.7. Гармоничное, координированное и случайное биологическое подавление вредителей 222
3.7.1. Гармоничное биологическое подавление вредных насекомых 222
3.7.2. Координированное биологическое подавление вредных насекомых 226
3.7.3. Случайное биологическое подавление вредных насекомых 229

Глава 4. **Управление биологическими факторами среды в целях подавления вредных насекомых** 231

4.1. Устойчивость хозяина к вредным насекомым 231
4.1.1. Механизмы устойчивости 232
4.1.2. Факторы, влияющие на устойчивость 234
4.1.3. Принципы и методы использования устойчивости растений 239
4.1.4. Примеры устойчивости хозяев 243
4.1.5. Ценность и ограниченность фактора устойчивости в подавлении вредных насекомых . . 250
4.2. Изменение факторов среды и агротехники 254
4.2.1. Неблагоприятные для вредителя изменения условий среды 255
4.2.2. Изменения в окружающей среде, благоприятные для естественных врагов . 265
4.3. Генетические методы подавления 274
4.3.1. Подавление или истребление посредством индуцированной стерильности 276
4.3.2. Другие методы генетического воздействия на популяции вредителей . 285
4.3.3. Конкурентное вытеснение 290
4.3.4. Генетическое усовершенствование полезных организмов 294
4.4. Естественные факторы роста, метаморфоза и поведения 300
4.4.1. Гормоны 301

4.4.2. Феромоны 310
4.4.3. Антифиданты 322

Глава 5. **Синтез идей** 326

5.1. Интегрированное подавление вредителей 327
5.1.1. Концепция интегрированного подавления вредителей 328
5.1.2. Химикаты, применяемые в сельском хозяйстве, и их влияние на биологические системы 329
5.1.3. Просвещение и образование 334
5.1.4. Современные примеры интегрированного подавления вредителей 338
5.2. Взгляд в прошлое, настоящее и будущее 343
5.2.1. Прошлые успехи . . . 344
5.2.2. Современное положение 349
5.2.3. Будущие направления 351

Список литературы 357
Указатель латинских названий 410
Предметный указатель 416

Уважаемый читатель!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП,
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

Х. Коппел
Дж. Мертинс

БИОЛОГИЧЕСКОЕ
ПОДАВЛЕНИЕ
ВРЕДНЫХ
НАСЕКОМЫХ

Научный редактор Т. И. Жиляева
Мл. науч. редактор О. А. Горгун
Художник С. Л. Сорина
Художественный редактор Б. Н. Юдкин
Технический редактор Л. П. Чуркина
Корректор К. Л. Водяницкая

ИБ № 1875

Сдано в набор 27.06.1979 г.
Подписано к печати 30.01.1980 г.
Формат 60×90/16. Бумага типографская № 2.
Гарнитура латинская. Печать высокая.
Объем 13,5 бум. л. Усл. печ. л. 27.
Уч.-изд. л. 29,96. Изд. № 4/0297.
Тираж 5000 экз. Зак. 514. Цена 4 р. 30 к.

Издательство «МИР».
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

Издательство «Мир» выпустило в свет в 1979 году

Биохимическое исследование мембран, под ред. А. Мэдди. Пер. с англ., 40 л., 4 р. 10 к.

Руководство по современным методам выделения биологических мембран и анализу их основных компонентов, составленное коллективом высококвалифицированных специалистов. В первом разделе изложены методы получения изолированных биологических мембран; второй раздел посвящен биохимическому анализу пространственного расположения белков и липидов в мембранах, методам солюбилизации мембран, а также химическим и иммунологическим методам исследования их структуры. В книге нашли отражение все современные достижения биохимии мембран.

Предназначена для биохимиков, биофизиков, молекулярных биологов, цитологов, для преподавателей, аспирантов и студентов.

Гудериан Р. **Загрязнение воздушной среды.** Пер. с англ., 11 л., 90 к.

Подробно рассмотрено влияние сернистого газа, фтористого водорода и хлористого водорода, наиболее характерных для атмосферы промышленных районов, на урожайность, рост, развитие и обмен веществ у различных растений. Большой интерес представляет вопрос о скрытых повреждениях, ослабляющих устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям. Автор обсуждает возможность использования различных характерных повреждений растительности в качестве критериев, позволяющих судить о загрязненности воздуха промышленными газами, и приводит величины пороговых концентраций сернистого газа в воздухе для ряда культурных и диких растений.

Предназначена для физиологов и биохимиков растений, экологов, гигиенистов и для специалистов по охране окружающей среды.

Лукнер М. **Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных.** Пер. с англ., 34 л., 3 р. 80 к.

Книга известного ученого из ГДР посвящена происхождению, превращению и распаду вторичных соединений (алкалоидов, антибиотиков, таннинов и др.) у микроорганизмов, растений и животных. Рассмотрены также методы исследования вторичного обмена и участвующие в нем ферменты.

Предназначена для физиологов растений и животных, микробиологов, химиков, для студентов и аспирантов соответствующих специальностей. Монография может быть использована в качестве справочного пособия.

Рингерц Н., Сэвидж Р. **Гибридные клетки.** Пер. с англ., 26 л., 2 р. 30 к.

Метод гибридизации соматических клеток с большим успехом используется для изучения механизмов клеточной пролиферации, регуляции функций генетического аппарата, строения хромосом в экспериментальной онкологии и других областях. Настоящая монография, дающая почти исчерпывающую сводку современного состояния этой проблемы, представляет большую ценность. Она служит логическим продолжением выпущенных издательством «Мир» книг «Ядро и цитоплазма» Г. Харриса (1973) и «Гибридизация соматических клеток» Б. Эфрусси (1976), посвященных отдельным и более частным аспектам этой проблемы.

Предназначена для биологов различных специальностей (генетиков, вирусологов, биохимиков, эмбриологов, цитологов, молекулярных биологов), для преподавателей, аспирантов и студентов соответствующих кафедр.

Эти книги можно приобрести «Книга — почтой» по адресу: 191025, Ленинград, Пушкинская ул. 2, магазин № 5 «Техническая книга».